Die
männliche Beckenflosse von Hexanchus griseus M. u. H.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Copulationsorgane
der Selachier und deren Herkunft.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen

medizinischen Fakultät der Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg

vorgelegt von

Albert Krall
aus Heidelberg.

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1908

Diese Arbeit ist auch erschienen im Morphol. Jahrbuch. Bd. XXXVII. Heft 4.
S. 529—585 mit Tafel XII und XIII und 17 Figuren im Text.

Die vorliegende Arbeit sollte sich ursprünglich nur mit der Untersuchung des von M. v. Davidoff, 1879, bei den Haien gefundenen und als Nervus collector bezeichneten Stranges von Extremitätennerven der Hintergliedmaßen bei einem jungen Exemplar von *Hexanchus griseus* beschäftigen. Das Ergebnis war bestimmt, eine Lücke auszufüllen in der systematischen Untersuchung des genannten Nervenplexus, dessen verschiedene Länge bei den einzelnen Haiarten von Gegenbaur als gewichtiges Argument für die Wanderung der Beckenflosse nach hinten eingeführt wurde. Da jedoch diese Untersuchung im Vergleich zu den bei andern hexa- und heptatremen Selachiern (*Chlamydoselachus* und *Heptanchus*) bereits bekannten Verhältnissen nichts prinzipiell Neues zutage förderte, so schien es geboten, auch die Bauchflosse selbst in den Bereich der Arbeit zu ziehen. Ich beschäftigte mich dabei am eingehendsten mit den zum Copulationsorgane umgebildeten hintersten Partien der männlichen Flosse. Die Copulationsorgane der Haie sind zwar schon verschiedenfach bearbeitet worden, so besonders von Gegenbaur, 1870, Petri, 1878, Jungersen, 1899, und Huber, 1901, und jeder dieser Autoren hat eine große Reihe von Haien in Betracht gezogen, jedoch bei keinem dieser Forscher finde ich eine Mitteilung über ein geschlechtsreifes Exemplar von *Hexanchus griseus*. Der einzige,

der das Copulationsglied dieses Haies untersucht hat, ist Huber, und diesem stand nur ein sehr junges Tier zur Verfügung. Außerdem herrschen zwischen den letzten Autoren, Jungersen und Huber, noch Meinungsverschiedenheiten in der Deutung mancher Teile. Es lag daher nahe und schien berechtigt, besonders mit Rücksicht auf die primitive Organisation von *Hexanchus* überhaupt, das vollentwickelte Copulationsorgan genauer zu bearbeiten. Herr Prof. Braus am anatomischen Institut zu Heidelberg, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab, stellte mir eine größere Anzahl sehr gut konservierter Bauchflossen von geschlechtsreifen Tieren in dankenswerter Weise zur Verfügung. Während von den bisherigen Autoren entweder nur das Skelet (Gegenbaur) oder Skelet und Muskulatur (Petri, Jungersen, Huber), diese beiden Systeme aber meist ohne Beziehung zueinander betrachtet wurden, will ich die Muskeln in ihrem Verhältnisse zu dem Skelet auf Grund der Kenntnis der Innervation klarzulegen suchen und ich hoffe, dadurch zu einer Erklärung der Entstehung des so eigenartigen Copulationsapparates der Haie überhaupt zu gelangen.

Ich werde nach einer Beschreibung der äußeren Beschaffenheit der Flosse eine Darstellung des Knorpelskelets und der übrigen Stützorgane geben, daran anschließend die Muskulatur behandeln und endlich die Nerven zur Anschauung bringen. Den Schluß möge dann eine kritische Betrachtung der Resultate und eine Zusammenfassung bilden.

Was die Bezeichnungen anbelangt, so halte ich mich in der Hauptsache an die Arbeit Hubers, werde jedoch, wo ich es für nötig halte, wie z. B. bei der Muskulatur, Namen gebrauchen, die Braus (1900, S. 143 und 184) in die Nomenklatur einführte, oder die ich selbst gebildet habe.

I. Teil.

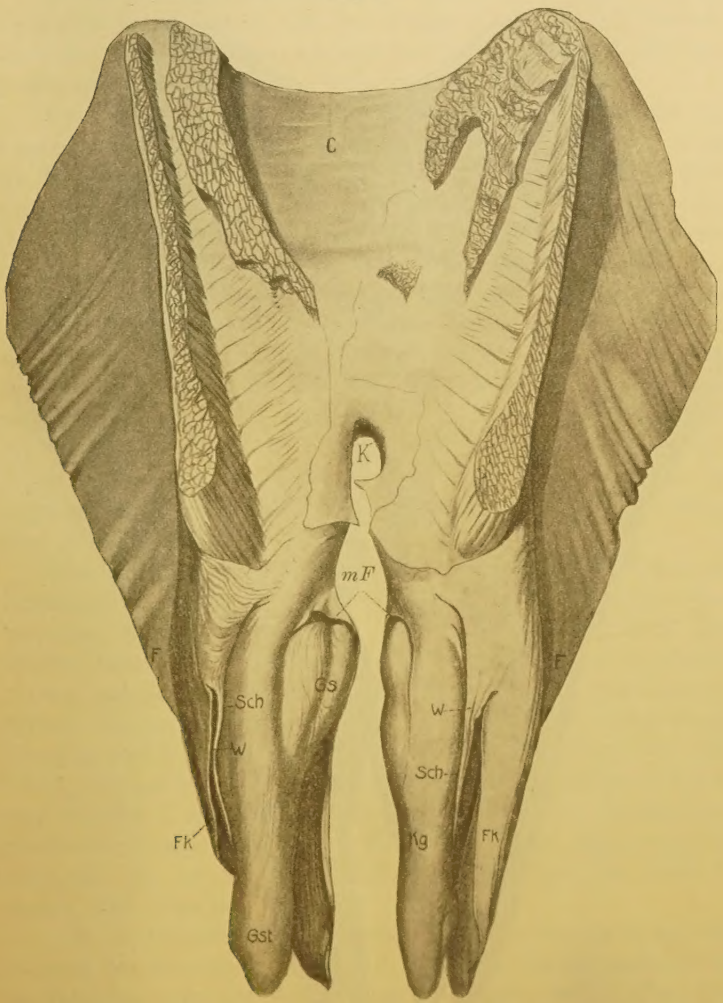
Anatomische Beschreibung.

A. Äußere Beschaffenheit der Flosse (Textfig. 1 und 2).

Die Bauchflosse des *Hexanchus*-Männchens unterscheidet sich von der des Weibchens durch die Differenzierung des caudalen Flossenteiles zu einem Copulationsorgane. Wir unterscheiden an diesem Organe das eigentliche Copulationsglied und eine besondere Hülle desselben. Letztere steht in deutlichem Zusammenhang

mit der übrigen Flossenplatte und ist deshalb am leichtesten von derselben abzuleiten. In Textfig. 1 und 2 ist zu sehen, wie die Hülle, welche ich mit Huber als Flossenkelch (*FK*) bezeichne, konti-

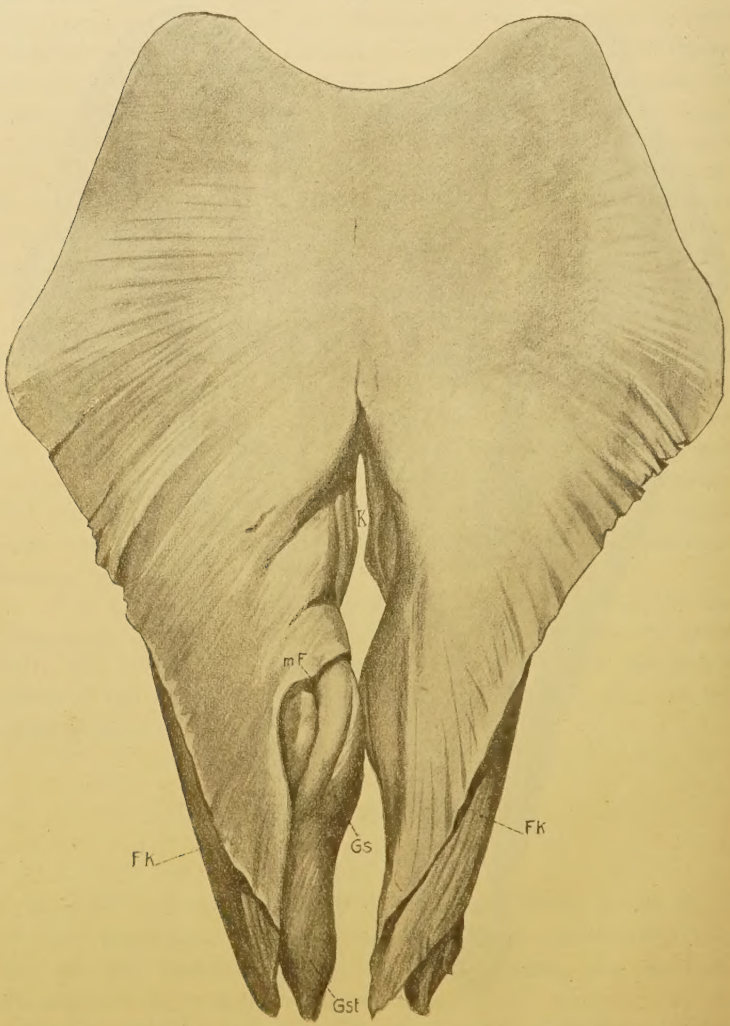
Fig. 1.



Ausgeschnittene männliche Beckenflosse von *Hexanchus griseus*. Dorsale Ansicht. *K* Cloake. Man sieht die Schnittflächen der Seitenrumpfmuskulatur und nach außen davon die der Rumpf-Flossenmuskulatur. Vorn ist noch ein Teil der angeschnittenen Bauchhöhle *C* sichtbar. 1/3 der nat. Gr.

nuierlich mit der dorsalen, medialen und ventralen Fläche der Flosse zusammenhängt. Man fühlt auch, wenn man die Innenfläche des Flossenkelches betastet, daß die Knorpelstäbe, die zur Stütze der

Fig. 2.



Männliche Beckenflosse. Ventralansicht. Rechts ist das Copulationsglied fast ganz im Flossenkelch versteckt, links ist es in großer Ausdehnung sichtbar. *K* Cloake, nach hinten aufgeschlitzt.

Flosse im allgemeinen dienen, sich auch in diesem Abschnitt finden (14.—16. Seitenradius des Metapterygiums s. u.). Allerdings liegen diese Stäbe nur der latero-dorsalen Wand des Kelches an, wie sich bei der speziellen Beschreibung des Skelets herausstellen wird.

Ebenso wie die knorpeligen Stützelemente setzen sich auch die Hornfäden kontinuierlich von der übrigen Flosse in den Flossenkelch fort und bilden hier, wie bei den Flossen überhaupt, den ausgedehntesten und wichtigsten Bestandteil der Hülle.

Das Copulationsglied selbst (*Kg* Textfig. 1 rechts) steckt mit seiner Basis vollständig im Flossenkelche, ähnlich wie beim Penis die Eichel im Präputium. Sehr bald aber wird es partiell und zwar an seiner mediodorsalen Peripherie frei, indem der Flossenkelch sich hier öffnet und seitlich zurückweicht. Die Spitze des Copulationsgliedes endlich ragt völlig frei aus dem Flossenkelche heraus.

Das Copulationsglied als Ganzes stellt sich uns als ein langgestreckter, caudal gerichteter Kegel dar, dessen Grundfläche bei dem abgebildeten Exemplare einen Durchmesser von etwa 5—6 cm hat, dessen Höhe, soweit das Glied vom Flossenkelche partiell oder vollständig unbedeckt ist, 14 cm beträgt. Man kann jedoch die Basis des Gliedes noch 6 cm weit in die Tiefe des Flossenkelches verfolgen. Dabei geht die Hautbedeckung des Copulationsgliedes in diejenige des Flossenkelches medial und lateral mittelst Hautfalten über (*F* Textfig. 1 und 2).

Das Copulationsglied im einzelnen setzt sich aus verschiedenen Bestandteilen zusammen, von welchen zwei schon bei äußerer Betrachtung besonders hervortreten und deshalb für die Form des Gliedes besonders bedeutsam sind. Es sind dies der Genitalstamm und der Genitalsack, der erstere ein Teil des Knorpelskelets, der letztere eine muskulöse Bildung. In ihrer vollständigen Situation sind beide erst nach genauer Präparation erkennbar (vgl. Textfig. 3, *b* und Taf. XII Fig. 1). Doch sieht man bei äußerer Betrachtung (Textfig. 1 und 2 links), wie an der Basis des Copulationsgliedes der Genitalsack sich als vielfach gefalteter Wulst vorwölbt (*GS*) und wie terminal das Relief des Gliedes von dem Genitalstamm (*Gst*) beherrscht wird.

Auf der Dorsalfläche des Copulationsgliedes bemerken wir den Eingang des Genitalsackes, einen in schwacher Spirale caudalwärts zur lateralen Seite der Gliedspitze verlaufenden Schlitz (*Sch*), der an der Außenseite durch einen etwa 0,6 cm breiten Muskelwulst (*W*) begrenzt ist. Dieser Wulst ist nur von ganz dünner Haut bedeckt.

Die andre Seite des Schlitzes wird durch den harten, mit Haut überzogenen Genitalstamm gebildet.

Führen wir den Finger durch den Schlitz, was mit einiger Gewalt gelingt, so kommen wir in den weiten, ungefähr knabenfaustgroßen Genitalsack, der eine große Zahl von Ausbuchtungen besitzt. An seiner Innenfläche ist dieser Sack von einer weißen, zarten, durchsichtigen Haut ausgekleidet, die eine Fortsetzung der äußeren Haut darstellt. Sie läßt die Muskelfasern allenthalben durchscheinen. Durch bloßes Abtasten der Innenwand des Sackes kann man leicht zu dem Eindruck gelangen, daß der Genitalstamm mit der ventralen Hälfte seiner Peripherie frei in dem Genitalsack läge und daß man vom Innern des Sackes aus überall seine Fläche, speziell die ventrale Seite und auch etwas von der medialen Circumferenz unmittelbar befühlen könnte. In Wirklichkeit liegt aber der Sack, wie die Untersuchung der Muskulatur noch ergeben wird, dem Genitalstamm nur äußerlich an, etwa wie der Peritonealsack den partiell in ihn eingestülpten Organen (man denke z. B. an den Hoden und die Höhle des Hodensackes bei offenen Processus vaginalis). Ich verweise vorläufig, um eine Vorstellung von seinem Verhalten zu geben, auf den Querschnitt durch den Genitalstamm und die Muskulatur des Sackes in Textfig. 11, in welcher deutlich zu sehen ist, wie die Muskulatur an der ventromedialen Nische des Sackes (bei *) rückläufig wird und im Bilde ungefähr gegenüber dem Muskelwulst (*W*), also dem lateralen Ausgangspunkt, endet.

Die Tiefe des Sackes beträgt in der Längsrichtung des Gliedes 22 cm. Das caudale Ende des Schlitzes ist eingefaßt von zwei steinharten, vollständig mit Haut bedeckten Körpern, den sogenannten Terminalstücken. Außerdem ist noch zu bemerken, daß die den Gliedstamm dorsal bekleidende Haut sich als eine Lippe (*L*) in den Sack fortsetzt (Textfig. 11). Diese Lippe ist so lang wie der Schlitz selbst.

Während die ganze Oberfläche der eigentlichen Flosse und die Außenseite des Flossenkelches mit feinen, caudal gerichteten Hautzähnchen besetzt sind, ist die Innenfläche des Flossenkelches, sowie das ganze Copulationsglied nebst den es mit dem Kelche verbindenden Übergangsfalten glatt. Die Haut hier ist meist hell, dünn und lederartig, an der Spitze des Copulationsgliedes jedoch ist sie schwarz pigmentiert und zart.

B. Skelet.

Das Skelet der Flosse besteht aus dem Knorpelgerüst, welches bekanntlich allein mit dem Gliedmaßenskelet der höheren Vertebraten vergleichbar ist, und ferner aus besonderen integumentalen Skeletelementen der Fischflossen, nämlich den Hornfäden und Terminalstücken.

1. Das Knorpelgerüst.

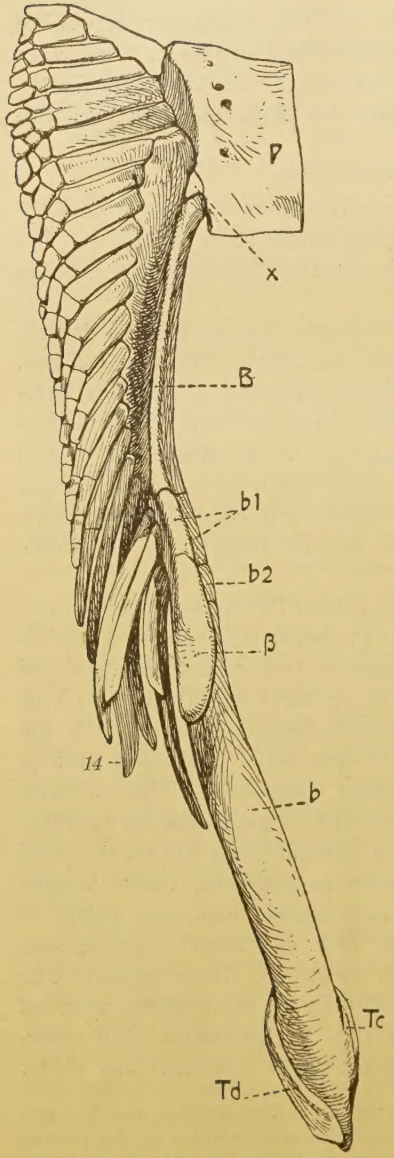
Bei der Beschreibung des Knorpelgerüstes möchte ich mich zunächst an das in Textfig. 3 und 4 abgebildete Exemplar halten. Die Bezeichnungen der Hauptabschnitte entnehme ich dabei den Arbeiten Gegenbaurs[1].

Das knorpelige Skelet der Beckenflosse (Textfig. 3 und 4) besteht aus der Beckenplatte = Pelvis und dem Skelet der freien Flosse. Letzteres setzt sich in unserem Falle zusammen 1) aus dem Metapterygium, 2) aus zwei Radien, die direkt mit dem Pelvis articulieren, also die Stelle eines Mesopterygiums einnehmen und 3) dem Propterygium. Außerdem findet sich 4) ein kleines, dreieckiges Knorpelstückchen x, das mit der dorsalen, seitlichen Kante des Pelvis articuliert und durch Bindegewebe mit der Dorsalfläche des Basale metapterygii verbunden ist.

Das Pelvis (P), dessen rostro-caudaler Durchmesser bei den einzelnen Exemplaren stark variiert, wird dargestellt von einer ungleichmäßig dicken, querstehenden, annähernd trapezähnlichen Platte, die in ihren seitlichen Teilen bedeutend verstärkt ist. Ungefähr 1,5 cm von den seitlichen Rändern finden sich fünf Nervenlöcher, d. h. die Eingänge zu Kanälen, die meist in senkrechter, manchmal auch in etwas schräger Richtung den Knorpel durchsetzen. Das vorderste dieser Nervenlöcher ist das kleinste und ist ganz nahe am rostralen Pelvisrande gelegen (in Textfig. 3 deshalb nicht zu sehen, wohl aber in Textfig. 4). Die nach hinten zu folgenden Löcher werden successive größer. Der rostrale und caudale Rand des Pelvis ist zugeschärft, die Seitenränder sind dick und scharf abgeschnitten, so daß beiderseits breite Flächen entstehen. Diese Seitenflächen stoßen in einem Winkel von etwa 80° an die Dorsalfläche, während sie in die untere Fläche allmählich in bogenförmiger Linie übergehen. Nur an dieser abgestumpften Stelle articuliert das Skelet

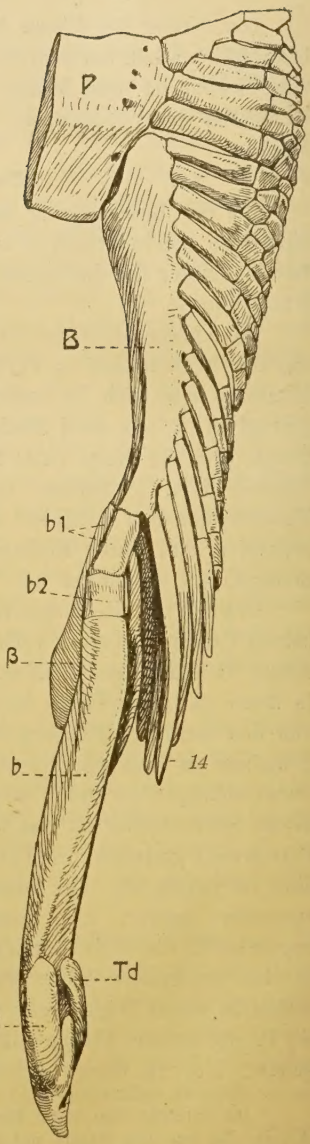
[1] Ich verstehe also unter Metapterygium den hinteren Teil des Knorpelskelets, der aus dem Basale nebst seinen Fortsetzungsstücken in der Stammreihe und den an diesen Knorpeln befestigten Radien besteht. In derselben Weise ist Pro- und Mesopterygium zu verstehen.

Fig. 3.



Männliche Flosse, Skelet. Dorsale Ansicht. Terminalstück erhalten. 4/5 der nat. Gr.

Fig. 4.



Männliche Flosse, Skelet. Ventrale Ansicht. Terminalstück erhalten.

der freien Flosse (Textfig. 6 *A*). Somit bleibt eine etwa 1,5 cm hohe Fläche für dorsale Muskelursprünge übrig. Die Articulation der Flosse nimmt die ganze rostro-caudale Länge in Anspruch bis auf eine etwa 0,7 cm lange Stelle am caudalen Ende. Dadurch entsteht eine Rinne, in der ein Nerv verläuft. Ich möchte hier schon darauf hinweisen, daß ich in einem andern Exemplare an dieser Stelle ein ganz nahe am hinteren Pelvisrande gelegenes Nervenloch fand. Es war also wahrscheinlich hier der Nerv eingeschlossen, bzw. hatte er im ersten Falle den Beckengürtel verlassen. Allerdings ließ sich nicht ermitteln, ob der betreffende Ast in beiden Fällen zu demselben serialen Spinalnerven gehörte. Möglicherweise entspricht aber doch in unserem Falle die Nervenrinne einem 6. Nervenloche.

Skelet der freien Flosse. Das Basale propterygii stellt eine etwas schräg nach vorn seitlich verlaufende Knorpelspange dar, deren hinterer Rand an einer treppenförmigen Anheftungsstelle 4 Radien trägt. Einer von diesen bildet die Fortsetzung des Basale. Jeder dieser Radien zerfällt terminal in 1 oder 2 kleinere Querglieder.

Zwischen Propterygium und Metapterygium liegen, wie oben erwähnt, zwei Radien, die dem Pelvis selbst aufsitzen. Der vordere Radius ist am terminalen Ende in zwei Teile gespalten und zwar reicht die Spaltung bis in das proximalste Stück hinein. Auch diese Radien sind am Ende in mehrere Querglieder zerlegt. Ein Basale mesopterygii besteht nicht. Ich nenne die beiden Radien mesopterygiale Radien.

Das Basale metapterygii B ist ein 12 cm langes dreikantiges Knorpelstück, dessen mediale und ventrale Fläche in einem rechten Winkel zusammenstoßen. Rostral überwiegt die Breite des Basale die Höhe, doch geht dies Verhalten allmählich in das Gegenteil über, je weiter wir nach hinten kommen. Auf das Basale folgt (Textfig. 3 und 4) ein Schaltstück b_1, das eine Länge von 2,7 cm hat und aus einer vertikal stehenden Platte besteht. Diese Platte ist in ihrer Mitte, entsprechend der Längsrichtung der Flosse (*M L* Taf. XIII Fig. 7) dünner als an dem ventralen und dorsalen Rande. Die Dicke der Platte beträgt 0,5—0,8 cm. An der genannten dünnen Stelle entdecken wir eine, äußerlich durch eine gelbe Farbe deutliche, auf dem Schnitte jedoch weniger gut zu verfolgende Gelenklinie. Wahrscheinlich handelt es sich nur um eine faserige Umwandlung der Knorpelgrundsubstanz, die durch mechanische Umstände (Muskelzug) verursacht ist.

Auf das Schaltstück b_1 folgt der, in den Arbeiten Jungersens

und Hubers mit β bezeichnete Knorpel als direkte Fortsetzung der dorsalen Hälfte des Schaltstücks. Am Ursprung cylindrisch, wird β von der Mitte ab dorsoventral abgeplattet. Fast in der ganzen Länge ist β durch Bindegewebe fest verbunden mit dem genau ventral davon liegenden Stamm des Copulationsgliedes und mit dem cylindrischen, 0,8—1,0 cm langen und ebenso dicken Schaltstück b_2, das sich zwischen dem abgegliederten ventralen Teile von b_1 und b befindet. (An einem andern Skelete fehlt dieses Stück b_2. Dafür ist die Articulationslinie breiter). Was den Knorpel b betrifft, der mit einer Länge von 20,5 cm alle andern Teile überragt, so handelt es sich um einen schwach S-förmig gekrümmten, ungleichmäßig dicken Stab, der in der Richtung des Basale sich direkt nach hinten erstreckend, von den Autoren für die Fortsetzung der Stammreihe gehalten wird. Mit dem Basale ist b durch die Schaltstücke b_2 und b_1 verbunden. Der Querschnitt von b ist in den ersten vier Fünfteln oval, wobei die längere Achse des Ovals von medial unten nach lateral oben verläuft. Das letzte Fünftel ist im Durchschnitt planconvex. Die convexe Seite sieht nach medial oben. Der größte Durchmesser hat also dieselbe Richtung wie in den proximalen Teilen. Das Ende von b ist in eine griffelartige Spitze ausgezogen, wie dies für andere Haie von Gegenbaur und Jungersen beschrieben ist.

Betrachten wir nun die übrigen Knorpelstäbe, die mit dem Basale metapterygii in Zusammenhang stehen, so finden wir 18 Radien, wovon die 7 letzten keine Gliederung aufweisen, während die 11 vorderen je 2—4 Endglieder tragen. Je weiter vorn die Radien stehen, um so kürzer und gedrungener sind die Querglieder. Es ist dies derjenige Teil der Flosse, welcher sich am meisten beim Schwimmakt (Balanzieren) beteiligt, während der hintere Teil der Flosse, der ungegliederte Radien besitzt, beim Schwimmen wohl nicht in Betracht kommt. Diese Inaktivität hat ihren Ausdruck in dem Mangel an Gliederung der stützenden Radien.

Die Radien des Propterygiums, sowie die mesopterygialen Radien ziehen rein lateral, während die Radien des Metapterygiums allmählich eine mehr caudale Richtung annehmen, bis die letzten Radien nur wenig mehr von der rostrocaudalen Linie abweichen. In den Textfig. 3 und 4 sind die letzten Radien der Übersichtlichkeit halber zum Teil etwas auseinandergezogen.

Die Anfügungsstellen der Radien an das Basale zeigen mehrere Textfiguren (3, 4, 8, 9). Dieselben finden sich, solange das Basale einheitlich ist, an der lateralen unteren Kante mit Ausnahme des

14. metapterygialen Radius, der etwas dorsal gerückt ist und auch eine geringe Drehung im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers gemacht hat. Der 15. Radius ist schon dem Schaltstücke b_1 angefügt, ebenso die drei folgenden Radien. Die Anfügungsstelle der letzten vier Radien beschreibt einen dorsalconvexen Bogen an der seitlichen Wand des Schaltstückes b_1, beschränkt sich aber dabei auf die dorsale Hälfte desselben und greift nur beim 18. Radius auf die oben beschriebene Gelenklinie, die das Schaltstück b_1 in zwei Teile teilt (*ML* Taf. XIII, Fig. 7 und Textfig. 8), über. Vielleicht ist eben der Ansatz der Radien eine weitere Ursache der Gliederung des Schaltstücks b_1, weil durch ihn eine Verdünnung des Knorpels resultiert.

Die an dieser eigentümlichen Lagerung beteiligten Radien sind gegenüber den vorderen Radien alle abgeplattet. Die größte Achse des Querschnitts fügt sich jeweils einer der Anfügungsstelle der Radien entsprechenden Kreislinie ein, die jedoch einen größeren Durchmesser hat, als der Bogen der Ursprünge (Textfig. 8 und 9). Diese eigentümliche Formation trägt bei zur Entstehung des Flossenkelches. Ich werde später noch darauf speziell zurückkommen.

Am Aufbau des Copulationsorgans beteiligen sich nach dieser Schilderung vom 14. metapterygialen Radius ab alle weiter terminal liegenden Skeletelemente, indem sie teils, wie beschrieben, den Flossenkelch, teils das Copulationsglied selbst stützen. Ich gebrauche für alle diese Knorpelstützen des Copulationsorgans insgesamt den von Gegenbaur eingeführten Namen: Mixipterygium.

Varietäten: Außer dem oben beschriebenen Fehlen von b_2 habe ich noch andre interessante Befunde erheben können. So fand ich bei einer weiblichen Flosse, daß weder ein diskretes Mesopterygium bestand, noch daß, wie in dem beschriebenen Falle, zwei Radien mit dem Pelvis articulierten. Vielmehr war ein Radius, wahrscheinlich der zweite der im ersten Falle gefundenen mesopterygialen Radien, zwischen Pro- und Metapterygium eingekeilt. Seine Wurzel war ungefähr 1 cm vom Pelvisrand entfernt. Außerdem trug in demselben Falle das Propterygium nicht vier, sondern fünf Radien an dem hinteren Rande.

Bei einem kräftig entwickelten Männchen, bei dem auch das Fehlen von b_2 konstatiert wurde, fand sich auch kein eingekeilter Radius mehr, sondern auch dieser war offenbar auf das äußerst kräftige Propterygium gerückt. Dabei waren der der Spitze des

Propterygiums ansitzende und der auf ihn folgende propterygiale Radius miteinander verschmolzen, was auch eine mäßig tiefe Längsfurche auf diesem Stücke andeutete. Ferner fand ich bei einem ausgewachsenen Weibchen ein Basale mesopterygii, das drei Radien trug.

Das Knorpelstückchen *x* habe ich bei acht von mir daraufhin untersuchten Flossen siebenmal gefunden. Wegen der Nervenlöcher im Pelvis und deren beträchtlicher Variabilität verweise ich auf die Beschreibung der Flossennerven.

Bei einem jungen Männchen fand ich das Fehlen der Längsgliederung des Schaltstücks b_1, wie es HUBER beschrieben hat.

2. Terminalstücke (Textfig. 10 *A* und *B*).

Das letzte Fünftel des Gliedstammes *b* ist der Träger der bei *Hexanchus* in Zweizahl vorhandenen Terminalstücke. Für andre Haie sind solche Terminalstücke von allen andern Untersuchern festgestellt worden, bei *Hexanchus* waren dieselben bisher nicht beschrieben. PETRI hat zuerst erkannt, daß diese Körper mit dem eigentlichen Knorpelskelet nichts zu tun haben, und nannte sie daher sekundäre Knorpel.

Das eine der beiden Terminalstücke *Td*, das mit dem M. dilatator in Beziehung steht, ist ein dreikantiges, 4,5 cm langes, etwa 1 cm dickes, steinhartes Stück, das nach der dem Knorpel *b* anliegenden Seite leicht gekrümmt ist. Mit dieser Fläche reitet dies Terminalstück in ganz spitzem Winkel (von etwa 10°) auf der oberen Kante des Stammes *b* in der Weise, daß der proximale Schenkel lateral, der distale Schenkel medial von der genannten Kante liegt. An der Kreuzungsstelle ist das Terminalstück in einer Ausdehnung von etwa 0,5 cm durch sehr straffes Bindegewebe mit *b* verbunden, jedoch so, daß zwei Fünftel caudal, drei Fünftel rostral schauen, daß also ein ungleicharmiger Hebel entsteht. Im übrigen ist das Terminalstück seiner ganzen Länge nach durch lockeres Bindegewebe mit *b* verbunden. Der Angriffspunkt an dem dem Stamme *b* beweglich aufsitzenden Terminalstück ist der distale, kurze Hebelarm. In Textfig. 10 zeigt *A* die Ruhelage von *Td*, *B* die maximale Verschiebung bei Muskelzug (M. dilatator).

Das zweite Terminalstück *Tc* ist gerade auf der entgegengesetzten Kante des Knorpels *b* befestigt und zwar fast mit der ganzen Länge seines Randes durch straffes Bindegewebe. *Tc* hat eine schalenartige Gestalt (5 cm lang, 2,5 cm breit), seine Konkavseite ist der planen Seite des Knorpels *b* zugewandt.

Durch die beiden Terminalstücke und die plane Seite des Stammes *b* wird eine fast geschlossene Rinne gebildet. Der schmale Spalt, der zwischen den Rändern der Terminalstücke bleibt, bildet die Fortsetzung des Sackschlitzes.

Der proximale Rand von *Tc* dient der Anheftung der Sehne des Musculus compressor und der Sackmuskulatur. Der freie, mediale Rand von *Tc* ist verdickt und ist rostral in einer Länge von etwa 1,5 cm von dem dünneren Körper abgespalten (Textfig. 10 *A*). An diesem Rande ist ein von dem Musculus compressor, d. h. von der seitlichen Begrenzung des Sackschlitzes, ausgehender aponeurotischer Streifen angeheftet. Eine Trennung von *Tc* in zwei Knorpel erscheint mir künstlich, könnte jedoch früher einmal bestanden haben. Die Wirkung der oben genannten Muskeln mag, soweit sie sich auf das Terminalstück *Tc* erstreckt, eine Verengerung oder einen seitlichen Verschluß der Rinne bewirken. Bei Verschluß desjenigen Teiles dieses Spaltes, welcher von den beiden Terminalstücken flankiert wird, muß immer noch eine Öffnung *F* (Textfig. 10) an der Spitze des Copulationsgliedes bestehen bleiben, da bis hierher die Terminalstücke nicht reichen.

Fig. 5.

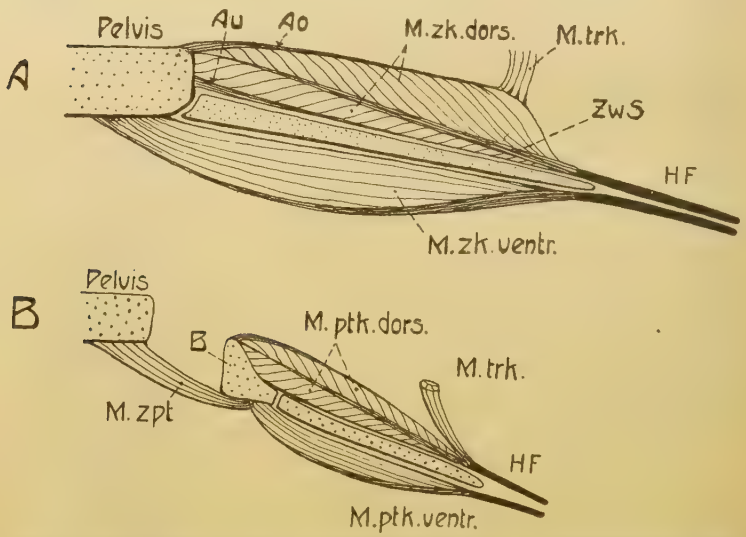
Schema der Lage der beiden Hornfädenlamellen. *dL* dorsale Lamelle; *vL* ventrale Lamelle; *o* oben (Ansatz der Muskelfasern); *u u*$_1$ unten (freier Rand).

3. Hornfäden.

Die Hornfäden stehen in engster Verbindung mit der Muskulatur. Wie die Muskulatur der Flosse, so scheiden wir auch die Hornfäden in eine dorsale und eine ventrale Lage. Die beiden Hornfädenplatten bedecken nur die äußersten Spitzen der Radien. Letztere ragen eben nur auf eine kurze Strecke zwischen die dorsalen und ventralen Hornfäden hinein. Weiter distal legen sich die beiden Platten unmittelbar aneinander (Textfig. 6 *HF*). Beim Weibchen sind die Hornfäden dorsal wie ventral gleichmäßig ausgebildet und finden sich über den distalen Enden sämtlicher Radien. Beim Männchen jedoch haben sich die Verhältnisse vom 14. metapterygialen Radius ab terminalwärts stark geändert. Es ist sehr schwer, in einer

Abbildung des natürlichen Objektes diese Verhältnisse klarzulegen. Zur Orientierung diene deshalb zunächst eine schematische Zeichnung (Textfig. 5), in welcher die beiden Hornfädenplatten als einfache Lamellen in ihren wesentlichen Beziehungen zueinander dargestellt sind. Die links liegende Lamelle repräsentiert die dorsalen Hornfäden, die rechts liegende, zum größten Teil verdeckte, die ventralen Hornfäden. Ich nenne sie deshalb kurz die dorsale und ventrale Lamelle (*dL* und *vL*). Das Schema stellt nun dar, wie

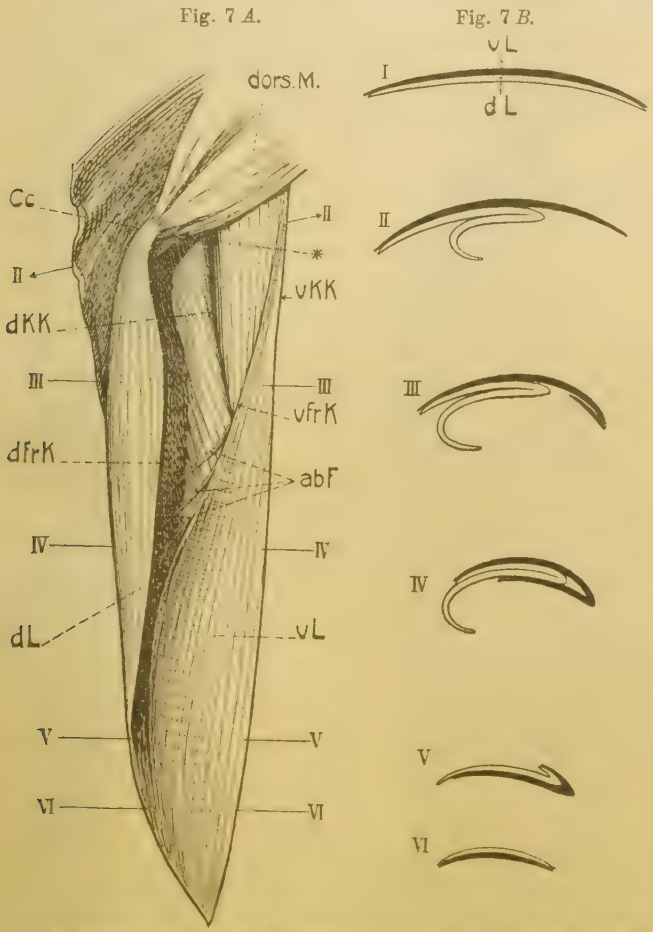
Fig. 6 *A* und *B*.



Schema des Faserverlaufes der dorsalen und ventralen Muskelplatte. *A* im vorderen Drittel der Flosse; *B* in den zwei hinteren Dritteln (nach Auftreten des Basale metapterygii); *Ao* obere Aponeurose; *Au* untere Aponeurose; *ZwS* Zwischensehne; *HF* Hornfäden; *B* Basale; *M.zk.dors.* Musculi zonoceratoidei dorsales; *M.trk.* Mm. trunco-ceratoidei; *M.zk.ventr.* Mm. zono-ceratoidei ventrales; *M.ptk.* Mm. pterygo-ceratoidei; *M.zpt.* Mm. zono-pterygiales.

die dorsale Lamelle anfangs plan liegt, dann aber plötzlich umbiegt und sich im ferneren Verlaufe so einrollt, daß die Concavität der entstehenden Rinne der ventralen Lamelle zugewendet liegt. Dabei ist die Lamelle so zugestutzt, daß die Rinne an der dem Beschauer zugewendeten oberen Seite des Schemas eine halbkreisförmige Höhlung (*o*) besitzt, an der unteren Seite dagegen sich abflacht und spitz ausläuft (*u*). Die ventrale Lamelle biegt ebenfalls, und zwar in derselben Richtung wie die dorsale, um. Aber sie erfährt die Knickung oben erst etwas später als die dorsale, so daß hier die Lamelle in

ihrer alten Richtung frei über die dorsale Lamelle hinausragt (gegenüber *a*). Unten im Schema *a* korrespondieren dagegen die Um-



Ansicht des Flossenkelches von innen nach Präparation der Hornfäden (vgl. Textfig. 5). Das Knorpelskelet ist entfernt. *dors.M.* dorsale Muskulatur. *Cc* Konzentrationspunkt der letzten dorsalen Hornfäden; *dL* dorsale Lamelle; *vL* ventrale Lamelle; *dfrK* dorsale freie Kante, *vfrK* ventrale freie Kante; *dKK* dorsale Knickungskante; *vKK* ventrale Knickungskante. *abF* aberrierende Hornfäden. Die mit römischen Ziffern versehenen Richtungslinien entsprechen den in Textfig. 7 *B* dargestellten schematischen Querschnitten. Ventrale Lamelle schwarz, dorsale Lamelle weiß. 2/3 der nat. Gr.

biegungsstellen beider Lamellen miteinander, und hier legt sich infolgedessen der schief zugeschnittene frei endigende Teil der ventralen

Lamelle fest an die dorsale an. Betrachten wir nun das Objekt selbst, bei welchem zunächst das knorpelige Skelet entfernt und die Hornfäden allein präpariert sind (Textfig. 7 *A* und *B*), so wird man leicht hier das schematisch Skizzierte wieder erkennen. Bei *dKK*

Fig. 8.

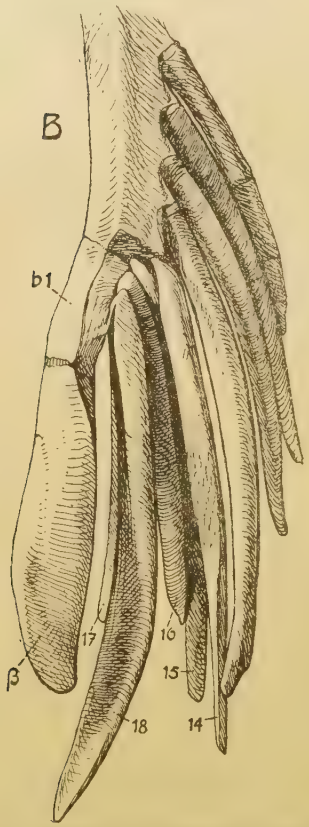


Fig. 9.

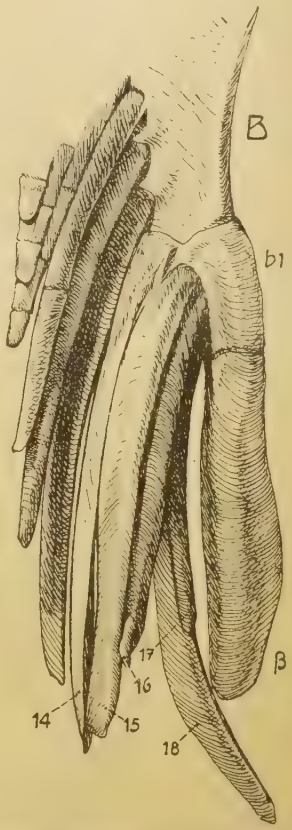


Fig. 8. Darstellung des hinteren Endes des Flossenskelets nach Entfernung der ventralen Hälfte des Schaltstückes b_1 mitsamt dem Schaltstück b_2 und dem Gliedstamm *b*. Ventrale Ansicht. Es ist die dorsale Ausbuchtung der Radienreihe (14.—18. metapterygialer Radius) zu sehen.

Fig. 9. Dorsale Ansicht des gleichen Präparats wie in Fig. 8. $^5/_6$ der nat. Gr.

liegt die Knickungskante der dorsalen, bei *vKK* diejenige der ventralen Lamelle, bei *d.fr.K.* bzw. *v.fr.K.* befinden sich die freien Enden derselben. Das, was in unserm Schema zu oberst lag (bei *o*), entspricht also beim Objekt der Ursprungslinie der Hornfäden, wie

ich den proximalen Anfang der Hornfädenplatten nennen möchte, d. h. der Stelle, an welcher die Muskeln sich an den Hornfäden befestigen. Die untere Kante im Schema (u und u_1) repräsentiert den freien distalen (lateralen) Flossenrand. Das Wichtigste ist, daß also die Ursprungslinien der Lamellen an der Basis des Flossenkelches auseinanderweichen, während die freien Ränder und die diesen benachbarten Partien im Zusammenhang bleiben und jedenfalls früher auch noch ausgedehnteren Zusammenhang besaßen als jetzt; denn das Ausstrahlen vereinzelter ventraler Hornfäden über die dorsale Platte hin (abF) möchte ich als Rest einer einst größeren relativen Entfaltung der ventralen Platte deuten, und die Zusammenraffung der dorsalen Hornfäden bei Cc weist ebenso darauf hin, daß hier die dorsale Platte an ihrer Basis einst größer war, sich so ausbreitete, wie jetzt noch ihre eigenen terminalen Partien, also eine nachträgliche Verkleinerung erfahren hat. An der Stelle, wo die Hornfädenplatten auseinanderweichen, liegt aber das Copulationsglied mit seiner Muskulatur. Dieses ist aus dem Spalt herausgewachsen und gibt uns durch seine gewaltige Entwicklung die Erklärung für das Auseinanderweichen der beiden Hornfädenplatten. Aus den schematischen Querschnitten in Textfig. 7 *B*, bei welcher die Ziffern sich auf die in Textfig. 7 *A* angegebenen Horizonte beziehen, läßt sich am leichtesten ablesen, wie dabei die geschilderte Einrollung der Hornfädenplatten eintreten konnte. In Schnitt I sind die beiden Platten in ihrer Grundstellung gezeichnet, die schwarze ventrale (vL) oben, die weiße dorsale (dL) unten. In Schnitt II sehen wir die Folgen des Wachstums des Copulationsgliedes, nämlich das Auseinanderweichen der medialen Partien der beiden Hornfädenplatten. Da aber jenseits des Schlitzes, der durch das Austreten des Gliedes entsteht, beide Platten im ursprünglichen Zusammenhang verharren, so wird in den Schnitten III—VI sichtbar, daß die ventrale Lamelle dem Zuge der dorsalen folgt und infolgedessen sich in die dem Copulationsgliede angepaßte Rinne der dorsalen Lamelle hineinlegt. Das Merkwürdige, daß in Schnitt VI die Lage beider Lamellen zueinander gerade entgegengesetzt derjenigen in der Grundstellung (Schnitt I) ist, erklärt sich dadurch von selbst.

Von besonderem Interesse ist es, festzustellen, wie sich die Radien des Knorpelskelets zu diesen eigenartigen Modifikationen der Hornfädenplatten verhalten. Bis zum 14. Radius zeigen die Hornfäden keine Besonderheiten der Lage. Wie oben bei der Beschreibung des Knorpelskelets erwähnt wurde, beginnt bei diesem Radius

die dorsale Ausbiegung der Radienreihe. Die Hornfäden der dorsalen Platte folgen dieser Ausbiegung bis zum 16. Radius, mit dessen Spitze die letzten Hornfäden durch etwas festeres Bindegewebe verbunden sind. Eine solche Verwachsung der Hornfäden mit dem Knorpel findet sich nur bei diesem Radius. Muskulatur besitzen diese Hornfäden außer spärlichen Resten nicht. Wenden wir uns nun zu den ventralen Hornfäden, so bietet sich uns ein andres Bild dar. Auch hier finden sich gleichmäßige, unveränderte Verhältnisse bis zum 14. metapterygialen Radius (exklusive). Vom 14. Radius ab liegen die ventralen Hornfäden ebenso wie die zugehörige Muskulatur den Radien nicht mehr an, sie machen die dorsale bogenförmige Ausbiegung der Radienreihe nicht mit. Vielmehr bleibt die Ursprungslinie der Hornfäden ganz gerade, sie überspringt gewissermaßen die Nische, die durch die Ausbiegung der Radienreihe entsteht. Demnach sind die fünf letzten Radien ventral nicht mehr von Muskulatur bedeckt. Allerdings trifft die Ursprungslinie der Hornfäden nicht mehr die gegenüberliegende Wand der Radiennische, weil sie vorher endigt.

Dieselben Verhältnisse, wie ich sie hier beschrieben habe, fand ich auch beim Heptanchusmännchen.

An der Stelle, wo die dorsale und ventrale Hornfädenplatte auseinanderweichen (Textfig. 7 *A* und *B*), liegt der 14. metapterygiale Radius; dieser ist auch an jener Stelle im Innern des Flossenkelches leicht durchzutasten, da er ja nach dieser Seite nicht von Hornfäden bedeckt ist. Dieser Radius ist also an seiner ursprünglichen Ventralseite, die durch Drehung im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers caudalgedreht ist, nur von Haut bedeckt.

Ich möchte noch darauf hinweisen, daß die Stelle, die zwischen den beiderseitigen Übergangsfalten des Flossenkelches liegt (Textfigur 1 und 2), dem Knorpel β entspricht. Es wird dies später bei der Deutung der Skeletteile von Wichtigkeit sein.

C. Muskulatur (Taf. XII und XIII, Fig. 1—10).

In der allgemeinen Bezeichnung der Muskeln lehne ich mich an Braus an (1900, S. 142 und 184). Die spezielle Bezeichnung der Muskelindividuen des Copulationsgliedes entnehme ich Jungersen und Huber. Der Einfachheit halber behandeln wir zuerst die ventralen Muskeln.

1. Ventrale Muskulatur der Flosse (Taf. XII Fig. 1).

a. Die ventrale Muskelplatte im allgemeinen.

Das Integument ist durch ein dickes, derbes Fascienblatt fest mit der ventralen Muskulatur verbunden und schickt zwischen die einzelnen Faserbündel starke Bindegewebssepten zum Knorpelskelet, so daß ein Abheben der Muskeln von der Unterlage unmöglich ist. Diese Septen überschneiden zum größten Teile die Radien in spitzem Winkel. Es sind also auch die Muskeln nicht überall genau entsprechend den Skeletradien ausgerichtet, sondern schräg zu diesen gelagert.

Sehen wir einmal vorläufig ab von den zu dem Copulationsglied in Beziehung getretenen Muskeln (M. flexor exterior und interior und Musculus dilatator) und betrachten wir die übrige ventrale Muskulatur, die sich beim Männchen ganz ähnlich verhält wie beim Weibchen, als Ganzes, so stellt sie sich als eine in grobe Bündel eingeteilte Muskelplatte dar, deren hinter dem Becken frei werdender medialer Rand stark wulstig vorspringt. Dieser Wulst tritt noch deutlicher hervor durch eine Inscriptionslinie *J*, die da, wo das Basale metapterygii in der Tiefe liegt, in lateral-konvexem Bogen nach hinten ziehend die einzelnen Muskelbündel halbiert. Dieser soeben angeführte Muskelwulst (Taf. XII Fig. 1, 2, 3, M. adductor) ist bei der präparierten Flosse auch von der dorsalen Seite zu sehen (*A* Fig. 2 und 3) und dieser Teil wird von Huber, soviel ich ihn verstehe, als ein besonderer Muskel (Musculus adductor) aufgefaßt. Diese Bezeichnung für den beim Männchen besonders stark ausgebildeten dorsalen Teil des Muskelwulstes ist vielleicht durch die Funktion gerechtfertigt, da der damit in Beziehung stehende Teil der Flosse wohl nur noch sehr wenig an der Schwimmbewegung teilnimmt. Der Muskel dient wohl nicht mehr wie der übrige Teil der ventralen Muskelplatte zur Senkung der Flosse, sondern erstreckt seinen medial gerichteten Zug auf das Basale metapterygii und durch dieses auf das Copulationsglied. Man muß sich aber bewußt bleiben, daß es kein selbständiges Muskelindividuum ist, denn die einzelnen Bündel zeigen genau dasselbe Verhalten wie alle andern Bündel des Wulstes.

Die distale (laterale) Hälfte der ventralen Muskelplatte zeigt eine atlasglänzende Aponeurose auf allen Muskelbündeln. Die rechte und linke ventrale Muskelplatte entspringen einander gegenüber von einem beiden gemeinsamen, etwa 1,0 cm breiten, aponeurotischen Septum intermusculare (Taf. XII Fig. 1 und 6), das auf dem Beckenknorpel

befestigt ist, dessen Oberfläche in zwei gleiche Hälften zerlegt und ihn nach hinten noch eine kleine Strecke überragt. Die vordersten Muskelbündel entspringen nicht von dem Septum, sondern von einer sie deckenden, seitlich ziehenden Aponeurose, an der auch die Bauchmuskulatur Ansatz gewinnt. Außer vom Septum entspringen die Muskelfasern noch von der ganzen Oberfläche des Beckens und vom Basale metapterygii; das Propterygium, Mesopterygium und sämtliche Radien bleiben von Muskelursprüngen vollständig frei. Die Insertion, die sich, abgesehen von den letzten Bündeln, an den Hornfäden befindet, hat die doppelte Ausdehnung wie die Ursprungslinie, etwa 22 cm[1].

Die Verlaufsrichtung ist eine medio-laterale, wobei die vordersten Bündel ziemlich quer gerichtet sind, die hinteren mehr caudal ziehen, und zwar ungefähr, aber nicht genau, entsprechend der Lage der von ihnen überdeckten Radien. Die Muskelplatte nimmt in ihren einzelnen Bündeln in caudaler Richtung an Dicke zu.

Jedes einzelne Bündel verliert lateral an Querschnittsgröße, die Sehnen sind jedoch breiter als die Bündel selbst. Die Spalträume zwischen den einzelnen Muskelindividuen (Mm. radiales) sind medial wenig, lateral stark ausgeprägt. Auf diese Weise kommt die Verlängerung der Insertionslinie zustande. Die Länge eines Muskelbündels beträgt 8—10 cm, die Breite 0,6—1,2 cm bei dem Objekt, welches ich der Schilderung zugrundegelegt habe. Die einzelnen Bündel sind am Ursprung fingerförmig geteilt und werden erst im zweiten Drittel ihres Verlaufs einheitlich. Bemerkenswert ist, daß an mehreren Stellen von einem caudalen Bündel eine Abzweigung zu einem rostralen Bündel zieht, ähnlich wie bei pentanchen Haien entwicklungsgeschichtlich Anastomosen zwischen benachbarten Muskelknospen — allerdings nur vorübergehend — bestehen (Mollier). Die beiden letztgenannten Befunde sprechen wohl gegen eine primäre Einteilung in einzelne Muskelbündel entsprechend den Radien. Der Faserverlauf in den einzelnen Muskelbündeln (Mm. radiales),

[1] Nach den geschilderten Ursprungs- und Insertionsverhältnissen haben wir also Fasern zu unterscheiden, welche 1) vom Rumpfe, speziell dem diesem angehörigen Beckengürtel entspringen. (Andre Ursprünge am Rumpfe gibt es bei der ventralen Muskulatur nicht.) Die Insertionen dieser Muskeln liegen in der freien Flosse, und zwar entweder am Knorpelskelet (Pterygium oder den Hornfäden (Fibrae ceratoideae). Sie gehören also zu den Musculi zono-ceratoidei oder Musculi zono-pterygiales. 2) Andre Fasern entspringen in der freien Flosse selbst, und zwar am Knorpelskelet, und inserieren in ihr an den Hornfäden: Mm. pterygo-ceratoidei.

welche in den rostralen zwei Dritteln der eigentlichen Flosse liegen, ist einfacher als in denjenigen des caudalen Drittels. Die oberflächlichen Fasern in ihnen gehen ungefähr in der Mitte ihres Verlaufs in Sehnengewebe über und bilden so die oben beschriebene oberflächliche Aponeurose. An dieser Aponeurose gewinnen sämtliche Fasern des Bündels einen Anheftungspunkt (Textfig. 6 *A*, *M. adk. ventr*). Diese Verhältnisse ändern sich an der Stelle, wo das Basale hinter dem Becken frei wird. Hier sehen wir zuerst an einem Muskelbündel eine kleine Inscription in den tiefsten Lagen und eine Anheftung von Fasern am Basale: Mm. zono-pterygiales. Vom Basale selbst entspringen an derselben Stelle einige Fasern, die genau ebenso an den Hornfäden inserieren wie Mm. zono-ceratoidei (Textfig. 6 *B*). Sie sind auf diese Weise zu Mm. pterygo-ceratoidei geworden.

Wo sich eine Inscription in nebeneinanderliegenden Bündeln findet, da sind diese Bündel untereinander verwachsen. Außerdem sei bemerkt, daß am Basale inserierende und von ihm entspringende Fasern sich eng durchflechten. Je weiter wir nach hinten kommen, um so deutlicher wird die Inscription, die schließlich das ganze Muskelbündel durchsetzt und so an der Oberfläche sichtbar wird. Sie bildet die oben beschriebene konvexe Linie (*J* Fig. 1 Taf. XII). Wir haben also festgestellt, daß die Inscription von der Tiefe zur Oberfläche fortschreitet, daß also von einem Eingreifen der oberflächlichen Fasern in die tiefere Lage, wie es von Huber angegeben ist, nicht die Rede sein kann. Durch die Inscriptionslinie teilen sich also die Muskelfasern in zwei Gruppen, erstens Mm. zono-pterygiales, von denen freilich die meisten nicht mehr am Becken selbst, sondern an dessen Fortsetzung, dem Septum, entspringen, zweitens Mm. pterygo-ceratoidei. Es sei noch bemerkt, daß die ersteren, speziell die vom Septum entspringenden Fasern ihre rein medio-laterale Richtung länger beibehalten, als die Mm. pterygo-ceratoidei, so daß dadurch eine Winkelstellung der beiden Systeme zueinander zustandekommt. An der ventralen Oberfläche ist davon wenig zu sehen, doch wird dies deutlich nach Spaltung der Ursprungsaponeurose der caudalsten mit ihrem Beckenursprunge medial und dorsal um den Wulst herumgreifenden Bündel (M. adductor, Fig. 3 und 7). Die soeben erwähnte Ursprungsaponeurose ist die stärkere und selbständigere Ausbildung einer Aponeurose, die sich bei den an der ventralen Oberfläche sichtbaren Fasern weit auf den Wulst erstreckt (*Ap.* Fig. 1 Taf. XII), und von der zahlreiche neue Fasern entspringen. Wenn man die Ursprungsaponeurose der dorsalwärts verlagerten Muskelbündel des

Wulstes spaltet, wie dies in Fig. 7 Taf. XIII geschehen ist, so sieht man, daß das, was dorsalwärts als Wulst vorspringt, zum allergrößten Teil von einer Unterpolsterung durch die tiefen, mediolateral ziehenden Fasern hervorgebracht ist. Wie oben erwähnt, sind dies Mm. zono-pterygiales, die speziell vom Septum entspringen (*Mm.z.pt*) und die tiefe Schicht der an der ventralen Oberfläche der Flosse sichtbaren Muskeln darstellen. Die Mm. zono-pterygiales werden nach der Flossenspitze zu in demselben Maße länger, als die Mm. pterygo-ceratoidei kürzer werden. Bei den caudalsten drei Bündeln ist das letztere der beiden Systeme nur noch rudimentär und die beiden letzten Bündel haben keine Beziehungen mehr zu Hornfäden, sondern nur noch zu der Übergangsfalte des Flossenkelches.

Vom 14. metapterygialen Radius ab liegen den Radien ventral keine Muskeln mehr an, wie sich dies aus der im vorigen Abschnitt beschriebenen dorsalen Ausbiegung der Radienreihe leicht erklärt. Von dieser Stelle ab liegen auch die ventralen Hornfäden, die ja im engsten Zusammenhang mit der Muskulatur stehen, den ausbiegenden Radien nicht mehr auf, sondern bleiben in derselben Ebene liegen, wie die vorhergehenden. Die Hornfädenplatte reicht ja allerdings nicht mehr weit und der freie Rand schlägt sich, wie oben genau beschrieben, um 180° dorsal um (Textfig. 7*a* rechts). Aber immerhin ziehen noch die Bündel, die ursprünglich zum 14. und 15. Radius gehörten (Mm. pterygo-ceratoidei) nach Dorsalwärtstreten der Radien nun über die entstandene Nische zu den zugehörigen Hornfäden, oder wo die Hornfäden fehlen, zu der medialen Übergangsfalte (Taf. XII Fig. 1 bei*). In die Nische hinein erstreckt sich der rostral und lateral vorgebuchtete Muskelsack (Taf. XII Fig. 4), der so also mit seinem vordersten Ende zwischen Radien und ventrale Muskulatur zu liegen kommt.

β. Die speziellen ventralen Muskeln des Copulationsorgans.

Gehen wir nun über zu der Besprechung derjenigen ventralen Muskeln, welche sich im Zusammenhang mit der Entfaltung des Copulationsorgans zu selbständigen oder fast selbständigen Muskelindividuen differenziert haben, so ist vorauszuschicken, daß in der Tiefe des schon beschriebenen Wulstes (des M. adductor Hubers) (Taf. XII Fig. 1*w*) sich besondere Fasern finden, welche Ähnlichkeit mit bestimmten Systemen jener Muskelindividuen haben und deshalb die Deutung des Zustandekommens derselben vermitteln. Ich erinnere daran, daß der Wulst aus Mm. zono-pterygiales besteht, welche

um so länger werden, je mehr sich die durch die Inscriptio tendinea (*J*) von ihnen geschiedenen Mm. pterygo-ceratoidei verkürzen. Diese Mm. zono-pterygiales setzen sich da, wo die Inscription vom Basale metapterygii auf das Schaltstück b_1 übergeht, so an den Knorpel an, daß von ihnen eine Gelenklinie, nämlich die zwischen *B* und b_1, übersprungen wird. Dadurch wird es verständlich, daß Muskelfasern, welche durch Vermittlung der Zwischensehne am Schaltstücke b_1 inserieren, ihren Ursprung vom Becken auf das Basale metapterygii verlegt haben. Es sind dies also Mm. pterygiales proprii, d. h. Fasern, deren Ursprung und Insertion am Skelet der freien Flosse selbst gelegen sind. Es existieren deren nur einige wenige Bündelchen. Sie sind also imstande, durch ihre Kontraktion die beiden Skeletteile, an welchen sie angeheftet sind, *B* und b_1, gegeneinander in dem sie verbindenden Gelenke nach Art der Hebelwirkung bei den Gelenken höherer Wirbeltiere zu bewegen. Es ist das derjenige Typus, welchen wir bei den eigentlichen Muskeln des Copulationsgliedes in viel höherer Entfaltung finden werden. Da bei den Flossen der Selachier, auch deren Brustflossen, Mm. pterygiales proprii unbekannt sind (Braus, 1900, S. 201), so ergibt sich, daß hier bereits eine spezielle Differenzierung vorliegen muß, welche der ganzen Situation nach mit der Entwicklung des Copulationsorganes im Zusammenhang zu denken ist. Ich erwähnte auch bereits, daß der Musc. adductor eine, wenn auch nicht sehr innige Beziehung zu demselben besitzt. Bemerkenswert ist, daß die Differenzierung solcher Mm. pterygiales proprii bei den Dipnoern ganz allgemein in der Flosse ausgebildet ist und hier eine ganz andre Bedeutung als beim Mixipterygium besitzt, nämlich die, eine Benutzung der Extremität als Gehwerkzeug einzuleiten. Das sind offenbar zwei völlig getrennte Wege der Entwicklung: das was wir hier beim Copulationsorgan finden, ist nur eine Analogie zu den Verhältnissen bei den lungenatmenden Fischen.

Von den eigentlichen Muskeln des Copulationsorgans, den Mm. flexores und M. dilatator, entsprechen die beiden ersteren, meiner Auffassung nach, im wesentlichen solchen Mm. pterygiales proprii, welche bei der Entfaltung des Mixipterygium eine weit höhere Bedeutung und Entwicklung erlangt haben, als jene winzigen Bündelchen in der Tiefe des M. adductor. Allerdings bestehen beim M. flexor exterior gewisse Schwierigkeiten, da er aus sehr verschiedenen sich durchflechtenden Lagen zusammengesetzt ist und möglicherweise eine komplizierte Entwicklungsgeschichte hat. Der M. flexor interior

jedoch besteht lediglich aus Mm. pterygiales proprii. Daß dieselben Elementen des M. adductor entsprechen, geht insbesondere daraus hervor, daß ich bei den rostralsten Fasern an deren Insertion an b_1 noch einige rudimentäre Muskelbündelchen entspringend fand, welche ganz Mm. pterygo-ceratoidei entsprachen. Es ist das also dasselbe Verhalten, allerdings in sehr reduzierter Form, wie beim M. adductor und dem beschriebenen Muskelwulst überhaupt, an dessen Insertion anfänglich sehr stark entwickelte, caudalwärts aber allmählich sich verkleinernde Mm. pterygo-ceratoidei anhängen. Der Musculus dilatator ist meiner Ansicht nach im Gegensatz zu den Flexores, vor allem dem Flexor interior, lediglich aus Mm. pterygo-ceratoidei entstanden.

Ich beginne die detaillierte Beschreibung mit dem oberflächlichsten dieser Muskeln, dem Musculus flexor exterior (Huber). Dieser Muskel (Fig. 1 und 2 Taf. XII) entspringt zum Teil vermittelst einer Aponeurose vom Becken und vom Basale metapterygii neben dem Adductor (Fig. 2 und 3 Taf. XII *Fl.ext.*). Mit der Hauptmasse seiner Muskelfasern entspringt der Muskel jedoch direkt vom Basale metapterygii und zwar etwa 3 cm vom hinteren Beckenrande entfernt in einer Ausdehnung von 3 cm an der dorsalen Kante desselben. Sein Ursprung ist durchsetzt von mehreren hart am Knorpel zur Tiefe verlaufenden ventralen Nervenästen und zeigt Verwachsungen und Verflechtungen mit der darunter liegenden Wulstmuskulatur (Musc. adductor) und mit dem M. flexor interior. Der Muskelbauch ist dorsoventral abgeplattet und scheint auf den ersten Blick parallelfaserig zu sein. In Wirklichkeit ist der Muskel sehr kompliziert gebaut. Ich halte ihn nicht für einheitlich. Die genauere Feststellung seiner Abkunft muß ich andern Untersuchungen überlassen. Ich kann nur die Vermutung äußern, daß der Muskel hauptsächlich aus zono-pterygialen Fasern entsteht, die jedoch durch Wanderung ihre ursprüngliche Lage aufgegeben haben. Der Musculus flexor exterior inseriert an der medialen Kante von β bis zur Spitze dieses Knorpels. Er zieht also über zwei Gelenke hin: 1) das Gelenk zwischen B und b_1, 2) das Gelenk zwischen b_1 und β. Er kann deshalb eine Flexion nach der medialen Seite ausüben, sowohl auf β wie auf den damit festverbundenen Genitalstamm b. Dies wird begünstigt durch das vertikal stehende, dünne Schaltstück b_1. Es sei noch bemerkt, daß ein selbständiger M. flexor exterior auch beim Weibchen vorkommt (Taf. XII Fig. 6). Weder Huber (*Hexanchus*) noch von Davidoff (*Heptanchus*) berichtet etwas hierüber.

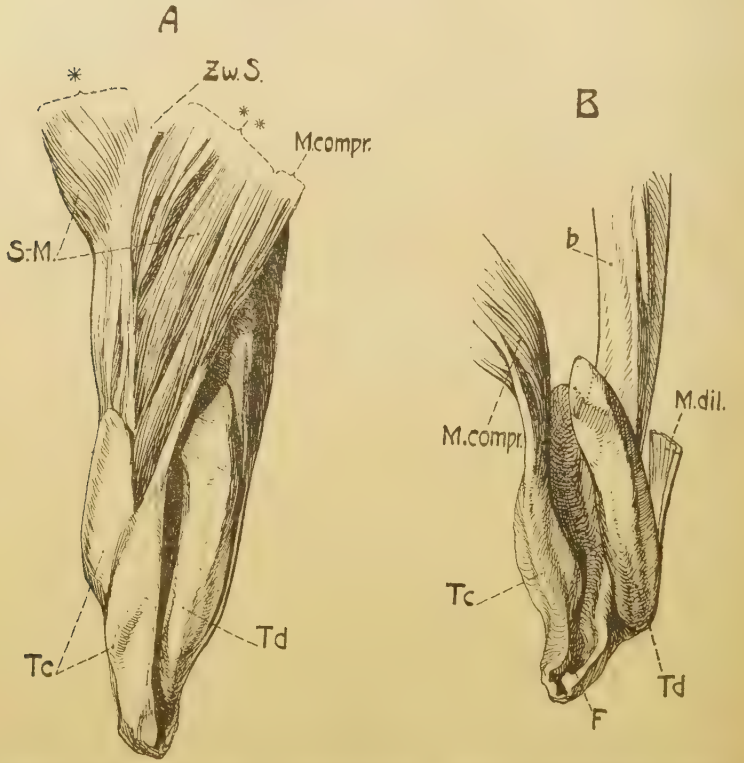
Der Musculus flexor interior ist, wie oben gezeigt, eine direkte Fortsetzung der Wulstmuskulatur (Musc. adductor). Die Trennung von dieser Muskulatur ist da möglich, wo das letzte von der ventralen Seite sichtbare Bündel der ventralen Muskelplatte an dem Basale metapterygii mit einer Zwischensehne befestigt ist. Mit dieser Zwischensehne zeigt die Endsehne des ersten Bündels des Musc. flexor interior eine Verwachsung, wie dies oben für die Inscriptionslinie, die den Wulst lateral begrenzt, als allgemeines Verhalten angegeben worden ist.

Eben an diese Endsehne des ersten Bündels des M. flex. int. setzt sich in unserem Falle ein kleines Muskelbündelchen als Verlängerung an, das zu der medialen Übergangsfalte des Flossenkelches (Textfig. 2 *m F.*) zieht. Von einem der nächsten Bündel des M. flex. int. ist noch solch ein zartes Bündel zur Haut des Muskelsackes, die ursprünglich aus der Haut des medialen Flossenrandes stammt, zu verfolgen. Da die Hautfalten an dieser Stelle des Flossenkelches die direkte Fortsetzung derjenigen Partien bilden, in welchen die Hornfädenplatten existieren, so handelt es sich in diesen Muskelbündelchen um Musculi pterygo-ceratoidei. Dieselben haben allerdings ihre ursprünglichen Insertionspunkte, die Hornfäden, an dieser Stelle verloren und befestigen sich deshalb an der Haut selbst. Wegen der Umgestaltungen der Hornfäden verweise ich auf das früher Gesagte und die Ausführungen im allgemeinen Teile.

Die Ursprungslinie des Musculus flexor interior zieht von der ventro-medialen Kante des Basale caudalwärts, indem sie allmählich an der medialen Fläche des Basale in die Höhe steigt bis etwas über die dorsale Kante und sich von hier fortsetzt auf die dorsale Hälfte der medialen Fläche des Schaltstückes b_1. Außerdem tritt der Ursprung noch über auf den Knorpel β (ventrale Seite und mediale Kante unterhalb der Insertion des M. flexor exterior). Wir haben also ein schräges Ansteigen der Ursprungslinie. Der Faserverlauf ist schräg rostro-caudal, von (lateral) oben nach (medial unten. Die Fasern sind kurz und beschreiben fast einen Halbkreis. Die Insertion findet sich an der Unterseite von b_2 und an dem untersten Teile der Medialseite von b, soweit wie ungefähr die Spitze des Knorpels β reicht. Bei Fehlen von b_2 erstreckt sich die Insertion nur auf b. Zwischen Ursprung und Insertion liegt die das Schaltstück b_1 in zwei Teile zerlegende Gelenklinie und die Articulation zwischen b_1 und b_2, sowie die zwischen b_2 und b. Nach seinen Insertionsverhältnissen kann der Muskel nur auf b_2 und b wirken und wird nach

meiner Ansicht neben einer Flexion eine Rotation hervorbringen. Die Folge einer solchen Rotation mag wohl die Abgliederung der unteren Hälfte des Schaltstückes b_1 sein. Trotz dieser Auffassung

Fig. 10 *A* und 10 *B*.



Darstellung des hintersten Teiles des Copulationsgliedes. Muskeln und Terminalstücke präpariert. *A.* Das hintere Ende des Sackmuskels ist dargestellt. *Z.w.S.* vgl. *Z.w.S.* in Textfig. 6 *A*. *Tc* kompressorisches Terminalstück; *Td* dilatatorisches Terminalstück.
B. Der Sackmuskel ist vom Knorpel *b* abgelöst und zurückgeschlagen. Der Musc. dilatator ist bis auf eine Endsehne abgetragen, doch ist durch die schräge Stellung von *Td* seine Wirkung auf dieses Terminalstück dargestellt. Die Innenfläche von *Tc* ist sichtbar.

belasse ich den Namen »Flexor«, um nicht durch neue Bezeichnungen den Vergleich mit der Arbeit Hubers zu erschweren.

Zuletzt bleibt noch ein ventraler Muskel übrig, der Musculus dilatator (Jungersen, Huber). Er ist ein langer, platter Muskel, der der dorsalen und medialen Fläche des Copulationsgliedes *b* aufliegt und sich dessen Form angepaßt hat (Fig. 3 *M.dilat.*). Er ent-

springt als tiefere, mehr caudal gerichtete Partie des Musculus flexor interior, von dem er kaum zu trennen ist. Sein ventralster Teil, der rein caudal gerichtet ist, geht direkt aus einer Aponeurose der letzten Fasern des Flexor interior hervor. Die Ursprungsstelle des Muskels am Skelet finden wir an der letzten Hälfte der Ventralseite des Knorpels *β*. Der Muskel hat auf seiner Unterseite eine zarte, die rostrale Hälfte bedeckende Aponeurose, die mit dem Perichondrium des Genitalstammes durch derbes faseriges Bindegewebe verbunden ist. Doch entspringen keine Muskelfasern von *b* selbst. Zwischen Muskel und Knorpel *b* verlaufen sensible ventrale Nerven. Der Faserverlauf des Muskels ist auf den Zeichnungen gut zu erkennen. Schon sehr bald beginnt auf der Oberfläche eine Aponeurose, die seitlich alle Muskelfasern aufnimmt. Der Muskel inseriert (Fig. 10 *B*) an dem caudalen Ende der medialen Kante des Terminalstückes *Td*, also an dem oben erwähnten kurzen Hebelarm. Der Muskelzug stellt somit dieses Terminalstück schräg zu *b*. Das rostrale Ende von *Td* wird wie der Widerhaken eines Pfeiles das Herausgleiten des in die Cloake des Weibchens eingeführten Copulationsgliedes verhindern. Bei Nachlassen der Muskelaktion wird das gespannte Bindegewebe (S. 14) die normale Stellung wiederherstellen. Der Ausdruck »Musculus dilatator« scheint mir nicht gut gewählt, da man leicht annehmen könnte, daß es sich um eine Dilatation des Sackes oder des Schlitzes handelt, was nicht der Fall ist. Ich will jedoch auch hier den Namen der Einfachheit halber beibehalten.

Die von Huber (1901, S. 13) beschriebenen »Fasern an den Drüsensack« habe auch ich beobachtet.

2. Dorsale Muskulatur der Flosse Taf. XII Fig. 2, 3 und Taf. XIII Fig. 8.

α. Die dorsale Muskelplatte im allgemeinen.

An die dorsale Beckenfläche ist lateral von den Nervenlöchern die Seitenrumpfmuskulatur angeheftet (Taf. XIII Fig. 9). Die vom Becken entspringende Flossenmuskulatur findet daher nur Platz an der lateralen Beckenfläche. Die Beckenplatte hat an dem hier der Beschreibung zugrundeliegenden Präparat am seitlichen Rande eine Dicke von etwa 2 cm. Die Radien nehmen nur den untersten Teil der Seitenfläche in Anspruch, so daß ungefähr 1—1,5 cm dorsal davon für den Ursprung der dorsalen Muskeln übrig bleibt. Dieselben sind an ihrem Ursprunge zu einer Platte vereinigt, die sich in einer Entfernung von etwa 2 cm in einzelne Bündel auflöst. Der Raum

an der Seitenfläche des Beckenknorpels genügt aber nicht für den Ursprung der sehr starken Muskelmasse, die nach der Dicke der einzelnen Abteilungen der gefiederten Muskelbündel gemessen, einen Querschnitt von über 4 cm hat. Als weitere Ursprungsgelegenheit tritt daher sowohl auf der Unter- wie auf der Oberseite des Muskels eine Aponeurose auf, die sich bis auf die Mitte der Muskelbündel erstreckt (Textfig. 6 *Ao.Au*). Im Längsschnitt hat jedes Bündel eine schief-rautenähnliche Gestalt. Die einzelnen Fasern gelangen zu einer in der Diagonale sich findenden Sehne (*Zw.S*), so daß das Bild der doppelten Fiederung entsteht. Dieses Verhalten wird uns später beim Vergleiche mit der Sackmuskulatur noch interessieren. Die Zahl der Bündel entspricht der Zahl der Radien, doch sehen wir, ebenso wie bei der ventralen Muskulatur, eine geringgradige Überkreuzung. Dieselbe ergibt sich daraus, daß zwar die Insertion der Muskelbündel an den Hornfäden gerade über den Radien liegt, daß sich dagegen der Ursprung bei einer großen Anzahl von Bündeln um etwa $^1/_2$ Radienbreite vor der Radiuswurzel befindet. Bei den weiter caudal gelegenen Radien (10.—14. metapteryg. Radius) decken sich Bündel und Knorpel, bei den letzten liegt der Muskelursprung sogar hinter der Radienwurzel. Auch ein ausgedehnter Faseraustausch besteht zwischen den einzelnen Faszikeln und zwar bei jedem Bündel mit seinem nach vorn und seinem nach hinten gelegenen Nachbarn. Auf der medialen Hälfte der Oberfläche der lateral ziehenden Muskelplatte ist die Sonderung in einzelne Individuen nur angedeutet; ja es entspringen von der oben erwähnten Aponeurose an der Grenze der weiter seitlich sich sondernden Partien zahlreiche Fasern gemeinsam, welche distal in getrennte Muskelbündel eintreten. Die laterale Hälfte der Muskelplatte zeigt jedoch oberflächlich eine ausgesprochene Sonderung in einzelne Muskelbündel. Allerdings treten auch hier noch hier und da Fasern von einem Bündel zum andern. Zwischen oder in die Bündel eintretende Nerven sind in ihren Ästen meist sowohl nach vorn als auch nach hinten durch je 1—2 Bündel zu verfolgen. Es ist noch zu erwähnen, daß die vordersten Bündel nicht vom Basale propterygii, sondern von einem vom Becken aus dem Propterygium entlang ziehenden, aponeurotischen Streifen entspringen und viel geringer entwickelt sind, als die nach hinten sich anschließenden Muskelbündel. Auch die zwei dem Becken direkt ansitzenden Radien (Mesopterygium) sind wie auf der Ventralseite, so auch dorsal im Gegensatze zum Metapterygium frei von Muskelursprüngen. Dieser Unterschied zwischen

Meso- und Propterygium einerseits und Metapterygium andrerseits spricht wohl auch für einen verschiedenen Wert dieser Flossenabschnitte in der phylogenetischen Entstehungsgeschichte.

Beim Beginne des Basale metapterygii greift die Muskulatur mit ihrem direkten und aponeurotischen Ursprunge auf die laterale Fläche dieses Knorpels über, nimmt dann Besitz von dem Schaltstücke b_1 und zuletzt von β.

Die undifferenzierte Muskulatur grenzt nach dem Übergang auf β an den Musculus compressor, den wir zusammen mit der Sackmuskulatur weiter unten betrachten wollen.

Zuerst seien jedoch noch einige Worte über den Verlauf der Bündel der dorsalen Muskelplatte gesagt. Derselbe ist im großen ganzen medio-lateral gerichtet, wobei die vordersten Bündel eine geringe Neigung nach vorn (rostral) zeigen, während die in der Höhe des Beckens liegenden rein lateral, die hintersten stark caudalwärts ziehen.

Die Muskeln inserieren, soweit überhaupt Hornfäden vorhanden sind, also bis zum 16. metapterygialen Radius, an diesen. Dabei sei erwähnt, daß sämtliche Bündel bis etwa zum 12. metapterygialen Radius ziemlich lose den Knorpeln anliegen, daß aber von da an die Muskeln durch ziemlich festes Bindegewebe mit dem hier derberen Perichondrium verwachsen sind. An der Stelle, wo die Radien die bekannte dorsale Ausbuchtung machen, inserieren die Muskeln sogar an den Radien, wenn auch noch einige Fasern zu den Hornfäden ziehen. Es sind dies, wie schon oben angedeutet, die Radien, deren Hornfädenbelag mit dem Schwimmen nichts zu tun hat; Radien und Hornfäden zusammen bilden hier vielmehr den Flossenkelch. Von der Stelle ab, wo die dorsale Hornfädenreihe gänzlich aufhört (16. metapteryg. Radius), ziehen die Fasern ausschließlich zu den Radien (16.—18. Radius). Auch in der dorsalen Muskulatur bilden sich also hier in der Nähe des Copulationsgliedes bereits Mm. pterygiales proprii aus, ähnlich denen in der ventralen Muskulatur (S. 25). Die Fasern der bisher beschriebenen dorsalen Muskelplatte sind also zum größten Teil Mm. zono-ceratoidei bzw. pterygo-ceratoidei, zum kleinsten Teil Mm. pterygiales proprii.

Eine besondere Stellung nehmen Muskeln ein, welche nur in der dorsalen Muskulatur sich finden und zu welchen die ventralen Muskeln kein Analogon besitzen. Ich nenne dieselben: Musculi trunco-ceratoidei. Diese Muskeln werden ebenfalls durch eine in Bündel eingeteilte Platte dargestellt. Dieselbe entspringt mittels

einer Aponeurose von der verstärkten Fascie der Seitenrumpfmuskulatur. Die Dicke der Platte nimmt nach hinten immer mehr zu, wie dies in Fig. 2 Taf. XII zu sehen ist. Fig. 10 Taf. XIII zeigt uns, daß die Ursprungslinie am Rumpfe nicht so weit caudalwärts reicht, wie die Insertionslinie an der Flosse. Die Dicke der Muskulatur in den caudalen Teilen mag daher kommen, daß die Ursprünge aller Mm. trunco-ceratoidei des ganzen caudalen Drittels der Flosse an einem Punkte der Bauchwand konzentriert sind. Es mag dies zum Teil mit der starken Ausbildung und funktionell hohen Differenzierung des betreffenden Flossenteiles zusammenhängen.

Wie wir in Fig. 10 Taf. XIII am rostralen Ende besonders deutlich sehen, setzt sich diese Muskulatur wieder aus zwei Schichten zusammen; caudal gehen dieselben ineinander über. Wahrscheinlich handelt es sich um eine rostral weiter vorgeschrittene Differenzierung. Die äußerste Schicht besteht aus einer einfachen, etwa 1—2 mm dicken Lage nebeneinandergereihter Bündel, die, abgesehen von der dem ganzen Muskel eignen dorso-ventralen Richtung (Textfig. 6 *M.trk.*), eine ganz geringe Neigung zu schräg caudo-rostralem Verlaufe zeigt. Die rostralsten Bündel stehen zum Teil etwas auseinander, so daß man an manchen Stellen die dicke, tiefere, schräg rostro-caudal ziehende Lage sehen kann. Diese oberflächliche Lage reicht auch nicht so weit nach vorn wie die tiefere grobbündelige Lage. Die Insertion der Mm. trunco-ceratoidei bei unsrer ausgebildeten Flosse eines Männchens von *Hexanchus* geht nicht, wie dies von Davidoff bei einem *Heptanchus*-Weibchen beschrieben hat, überall an die Hornfäden direkt, sondern findet sich, wie die Textfig. 6 und Fig. 10 Taf. XIII zeigen, am lateralen Ende der dorsalen Ursprungsaponeurose (*Ao* Textfig. 6) der dorsalen Muskelplatte. Es können somit unsere Muskeln nur durch Vermittelung der Aponeurose und der von dieser entspringenden Muskelmasse auf die Hornfäden wirken. Es gibt aber bei der männlichen Flosse auch Mm. trunco-ceratoidei, welche direkt an den Hornfäden inserieren. Denn das gewöhnliche Verhalten erleidet eine Änderung insofern, als die Insertion, je weiter wir nach hinten schreiten, immer tiefer an der lateralen Oberfläche der dorsalen Muskelmasse hinabgleitet und schließlich selbst zu den Hornfäden gelangt (Taf. XIII Fig. 10). Da ich bei einer weiblichen Flosse von *Hexanchus* sämtliche Fasern, welche vom Rumpfe entspringen, in direkter insertiver Verbindung mit den Hornfäden fand, (so wie dies v. Davidoff auch bei *Heptanchus* beschreibt), so halte ich diesen Befund für den primitiveren und belasse deshalb auch den Fasern

des Männchens den Namen Mm. trunco-ceratoidei, obgleich sie ihn nicht mehr uneingeschränkt verdienen.

An denjenigen Radien, bei denen keine Hornfaden mehr vorhanden sind, inserieren die Mm. trunco-ceratoidei an den Radien selbst, erlangen also eine Wirkung auf diese und werden zu Musculi trunco-pterygiales. Da die Muskelfasern einerseits hier sehr gedrängt und durch Bindegewebe und Faseraustausch eng miteinander verbunden sind, andrerseits die Radien an ihrem Ursprunge und teilweise auch in ihrem Verlaufe dicht aneinandergepreßt sind, muß die Muskulatur hier wohl als Ganzes auf den gesamten Radienkomplex, der den Flossenkelch bildet, im Sinne einer Elevation oder Adduktion des Kelches an den Rumpf, vielleicht auch einer geringen Abduktion von der Medianlinie oder dem Copulationsglied wirken. Bei letzterer Auffassung würden die Musculi flexores interior und exterior das Copulationsglied gerade entgegengesetzt zu der Richtung bewegen, in welcher diese Mm. trunco-pterygiales den Flossenkelch bewegen, so daß durch diesen Antagonismus das Gliedende aus dem Flossenkelche herausgehoben wird.

Eine weitere Eigentümlichkeit bieten uns noch die medialsten Bündel des hinteren, dicken Wulstes der trunco-pterygialen Muskulatur. Auf der Fig. 9 Taf. XIII bei * sehen wir eine merkwürdige Configuration von am Knorpel β inserierenden und von ihm entspringenden Fasern. Bei genauester Präparation der einzelnen Muskelbündel des trunco-pterygialen Wulstes findet man nämlich, daß sich caudalwärts ziehende Bündel plötzlich in zwei Teile spalten, von denen der eine die ursprüngliche Richtung beibehält, während der andre zu β, zu b_1, ja sogar in einem Falle bis zu der Wurzel eines Radius zieht. Untersucht man diese Stelle genauer, so sieht man dann meist ein verhältnismäßig kleines Bündel daselbst entspringen, das sich dem ursprünglichen Bündel wieder beigesellt Textfig. 12). Es handelt sich wohl um eine Anheftung von dem Knorpel zunächst liegenden Bündeln an diesem und um Gewinnung neuer Insertionen und Muskelursprünge zwecks kräftiger und funktionell differenzierter Tätigkeit. Die neuen Fasern führen uns zu dem Musculus compressor, dem sie sich zugesellen.

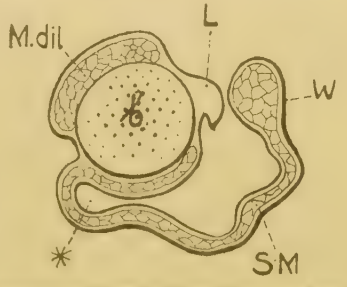
β. Die speziellen dorsalen Muskeln des Copulationsorgans.

Trennt man die von β entspringenden Bündel der dorsalen Muskeln, die zu den miteinander verwachsenen Radien (17. und 18. metapt. Radius) gehören, ab, so bleibt der Musculus compressor

(Jungersen, Huber) zusammen mit der Sackmuskulatur stehen. Er kann von der Sackmuskulatur nicht getrennt werden, ist also kein selbständiges Muskelindividuum, und ich will deshalb auch zunächst Compressor und Sackmuskulatur als einheitlichen Muskel beschreiben. Der Ursprung findet sich an β und erstreckt sich von da etwas rostral bis in den Winkel zwischen dem 18. metapterygialen Radius und dem Genitalstamm b (Textfig. 3 und 9). An dieser Stelle ist er bedeckt von demjenigen Teile der dorsalen Muskelplatte, welche an dem genannten Radius inseriert (Taf. XIII Fig. 8). Breiten wir den Sack aus, so ist die ganze Muskelplatte in dessen Wand, abgesehen von geringfügigen, durch die Ausbuchtung bedingten Verschiebungen der Muskelfasern gegeneinander, leicht so präparatorisch zu isolieren, daß man dasselbe Bild erkennt, wie an einem gewöhnlichen dorsalen Muskelfaszikel (M. radialis dorsalis). Denn es besteht gerade wie bei letzterem (vgl. Textfig. 6 *Zw.S.*) eine Zwischensehne (Textfig. 10 *A*, *Zw.S.*). Diejenigen Fasern des doppeltgefiederten Muskels, welche von der Skeletseite her an diese Zwischensehne herantreten (Textfig. 10 $A\times$), entspringen geradeso, wie bei den gewöhnlichen Mm. radiales dorsales von einer Aponeurose (Textfig. 6 *Au.*). Diese Ursprungsaponeurose verhält sich geradeso wie diejenige der caudalsten Mm. radiales der dorsalen Muskelmasse, d. h. sie hat ihren Ursprung an b_1 (vgl. auch S. 31). Diejenigen Fasern andrerseits, welche bei gewöhnlichen Mm. radiales von der Oberfläche der dorsalen Muskulatur her an die Zwischensehne verlaufen, sind ebenfalls in der Muskulatur des Sackes in großer Menge vorhanden (Textfig. 10 $A\ast\ast$), und es fehlen auch nicht die Mm. truncoceratoidei, welche zu den typischen Mm. radiales gehören (Textfig. 6). Sie werden im wesentlichen von dem als Compressor bezeichneten Rand des Muskels repräsentiert (Textfig. 10 *A* Compressor). Allerdings gehen die Fasern des Compressor nicht zu eigentlichen Hornfäden, wie man nach diesem Vergleiche erwarten sollte, sondern an das Terminalstück *Tc.* Ich werde im allgemeinen Teil noch auseinanderzusetzen haben, daß die Terminalstücke höchstwahrscheinlich aus Hornfädenkomplexen hervorgegangen sind. Es fehlt ferner beim Sackmuskel die dorsale Aponeurose der gewöhnlichen Muskelfaszikel (Textfig. 6 *Ao*); doch ist diese auch bei den caudalsten Muskeln der letzteren Art fast ganz verschwunden und statt dessen entspringen die Muskelfasern direkt von den Knorpeln der Stammreihe. An β entspringt aber auch der Compressor. So ist also in allen Punkten eine prinzipielle Übereinstimmung des Baues der in der Sackwand

liegenden Muskulatur mit einem dorsalen Musculus radialis nachgewiesen; freilich ist dieser ursprüngliche Musculus radialis durch seine Beteiligung am Aufbau des Sackes gewaltig gewachsen, verbreitert und verlagert worden. Eine Übersicht über die Anordnung der Sackmuskulatur im Vergleiche zu den übrigen dorsalen Muskeln soll die schematische Textfig. 13 erleichtern. Hier sieht man im Querschnitt eines jeden dorsalen Muskelindividuums das oberflächlich liegende Paket der Mm. trunco-ceratoidei (*m.tr.k.*) und das darunter befindliche Bündel der Mm. pterygo-ceratoidei (*m.pt.k.*). Der zum letzten Radius des Schemas (*b*) gehörige Muskel ist aus denselben Bestandteilen zusammengesetzt, wie die übrigen, nur ist vor allem die tiefere Partie erheblich verbreitert und so verlagert, daß der Sack entsteht. Aus dem Schema ist ersichtlich, daß auch die über Radius 17 und 18 dahinziehenden Muskelfaszikel bereits etwas verlagert sind. Es hängt dies damit zusammen, daß die betreffenden Radien im Schema eine Drehung im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers erlitten haben. Im allgemeinen Teile werde ich auseinandersetzen, daß der Knorpelstab *b* sich gerade in entgegengesetztem Sinne, also in der Richtung des Uhrzeigers, um seine Achse gedreht hat und so die Veranlassung zur Sackbildung gab. Durch diese einander entgegengesetzten Drehungen kommt die Sackmuskulatur größtenteils unter die zu Radius 18 gehörige Muskulatur zu liegen, ein Verhalten, das am Präparat selbst sehr deutlich ist und oben beschrieben wurde. Eine besonders bedeutungsvolle Eigentümlichkeit des Ursprungs der Sackmuskulatur wird nach diesem Schema verständlich. Am Präparat selbst scheint es nämlich auf den ersten Blick, als ob der Sackmuskel von der ganzen Länge des Gliedes *b* entspränge; doch sieht man bei genauer Präparation, daß die Muskulatur nicht von *b* selbst Ursprung nimmt, sondern daß es sich nur um eine Verwachsung der unteren Ursprungsaponeurose mit dem Perichondrium handelt, wie dies oben S. 31 für die Muskulatur des 12.—14. metapterygialen Radius beschrieben wurde. Der in Textfig. 11

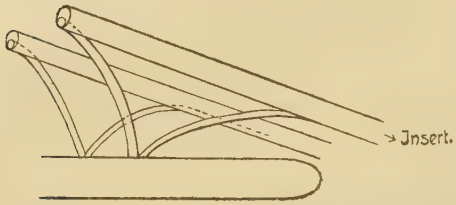
Fig. 11.



Schematischer Querschnitt durch Gliedstamm *b* mit den ihm anliegenden (nicht von ihm entspringenden) Muskeln (M. dilatator und Sackmuskel). *W* wulstartig verdickter Rand des Sackmuskels = Musc. compressor; *L* Hautlippe.

abgebildete Querschnitt durch das Copulationsglied läßt sehr deutlich erkennen, daß auch die Muskelfasern parallel dem Genitalstamm verlaufen, also wie dieser quer getroffen sind und nicht von ihm ihren Ursprung nehmen. Es hängt der Sack nur dem Genitalstamm lateral an und zwängt sich zwischen diesem und dem 18. metapterygialen Radius so hindurch, daß seine Konvexität auf der Ventralseite der Flosse vorquillt. Daß ein Übergang der Sackmuskulatur in den Musculus dilatator, welchen Huber gesehen zu haben glaubt, nicht stattfindet, zeigt ebenfalls der in Textfig. 11 abgebildete Querschnitt. Es ist zudem, wie sich durch die Innervation beweisen läßt, der eine ein dorsaler, der andre ein ventraler Muskel.

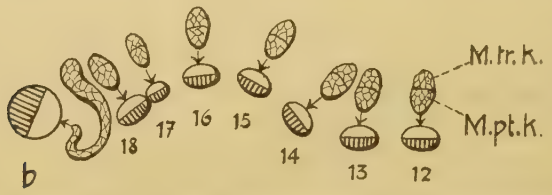
Fig. 12.



Schematische Darstellung der Beziehungen der letzten Mm. truncoceratoidei zur Stammreihe.

Es muß noch erwähnt werden, daß von der Spitze des 18. metapterygialen Radius ein kleines Muskelbündel entspringt, das sich den

Fig. 13.



Schematischer Querschnitt durch die Radien des Flossenkelches und *b*, sowie durch die zugehörigen, verlagerten Muskeln. Alle Querschnitte sind in eine Ebene projiziert. *β* ist nicht gezeichnet, da es kürzer als *b* ist.

Fasern des Musculus compressor zugesellt. Ich halte diesen Ursprung für sekundär. Vielleicht handelt es sich um Reste von Mm. truncoceratoidei, welche die Spitze des Knorpels berührten und dann hier Ansatz gewannen. Ich konnte auch an einem andern Exemplar Mm. trunco-ceratoidei direkt in den Musculus compressor verfolgen.

3. Die dem Becken benachbarte Partie der Rumpfmuskulatur.

Es sei noch kurz einiges über die Rumpfmuskulatur, die für uns in Betracht kommt, gesagt. Ich verweise auf Taf. XIII Fig. 9.

Am Vorderrand des Beckens sehen wir eine Muskulatur ansetzen, deren Faserrichtung der Längsrichtung des Tieres entspricht, deren intermuskuläre Septen quer ziehen (Rectus abdominis). An diese Muskulatur schließt sich seitlich die Seitenrumpfmuskulatur an (M. obliquus). Zwischen beiden bildet das Bett der Vena parietalis eine Vertiefung, unter welcher der Nervus collector verläuft. Während nun der Rectus nur bis zur Beckenplatte reicht, setzt sich der Musculus obliquus auf das Becken fort. Die Verbindung der Muskulatur mit dem Becken ist keine feste. Der Faserverlauf des Muse. obliquus entspricht dem Faserverlauf des Muse. obliquus abdominis externus der Säugetiere.

An einer einzigen Stelle (Taf. XIII Fig. 9 bei *) sehen wir, wie einige Fasern nicht so schräg, vielmehr in der Längsrichtung des Tieres verlaufen. Es scheint also der Faserverlauf variabel zu sein. Maurer (1891, Taf. IV Fig. 10) gibt an, bei seinen Objekten den Faserverlauf entsprechend demjenigen des Muse. obliquus internus der höheren Vertebraten gefunden zu haben. Die intermuskulären Septen verlaufen senkrecht zu den Fasern. Solche Verhältnisse finden wir vor dem Becken und in der Höhe des Beckens. Untersuchen wir aber die Muskulatur caudal vom Becken, so fällt uns auf, daß der untere Rand der beiderseitigen Muskulatur da, wo sie auseinanderweicht, um der Cloake Platz zu machen, mit sehr sehnigen Muskelzügen fest am hinteren Rande des Beckens befestigt ist. Die Fasern und die Septen haben nicht mehr die regelmäßige Anordnung wie die oben beschriebene Seitenrumpfmuskulatur. Die subperitoneale Fascie, die an dieser Stelle außerordentlich dick und hart wird, dient den Muskelfasern als Insertionsgelegenheit. Diese Muskelverwerfungen sind seitlich begrenzt durch eine vom Becken aus schief latero-caudal ansteigende Linie. An dieser Linie treten die meisten der metazonalen Nerven, die zur Extremität gehen (s. unten), durch die Bauchwand. Ich glaube, daß diese Linie verwandt ist mit der vor dem Becken zwischen Rectus und Obliquus hinziehenden Vertiefung, in welcher, wie wir sehen werden, auch zur Extremität gehörige Nerven die Bauchwand durchsetzen, und daß die Partie mit den unregelmäßig gelagerten Muskelfasern dem Rectus entspricht. Daß die Verwerfung der Muskelfasern mit der Lage der Bauchflosse, deren Anheftung sie entspricht, in Zusammenhang steht, ist höchst wahrscheinlich; welcher Art allerdings diese Beziehung ist, konnte ich ohne ausgedehntere Untersuchungen nicht ermitteln. Hinter der Cloake tritt die beiderseitige Muskulatur wieder zusammen.

D. Nerven.

Die Muskulatur der Flosse wird von Ästen der Spinalnerven versorgt. Die Spinalnerven verlaufen direkt unter dem Peritoneum an der Innenseite der Bauchwand. Bei diesem Verlaufe bemerkt man eine Überkreuzung der intermuskulären Septen durch die Nerven. Früher nahm man an, daß die zwischen je zwei Septen gelegene Muskulatur nur von je einem Spinalnerven versorgt werde. Wikström (1897) und Braus (1900) haben jedoch nachgewiesen, daß diese Myomere nicht mehr haploneurer Natur sind. Auch ich kann diesen Befund bestätigen, da ich feststellen konnte, daß von den Ästen eines Nerven vier aufeinanderfolgende Myomere versorgt wurden. Jeder der für die Bauchflosse in Betracht kommenden spinalen Nervenstämme gibt einen Ramus pterygialis communis zu der Flosse ab. Dieser Ast selbst teilt sich entsprechend der dorsalen und ventralen Muskulatur in dorsale und ventrale Zweige.

Es nehmen nicht allein die Nerven, die in der Höhe des Beckengürtels an der Innenseite der Bauchmuskulatur liegen, sondern auch viele Nerven vor und hinter dem Beckengürtel an der Innervation der Flossenmuskulatur teil. Die Flossennerven, die auf ihrem Verlaufe auf den Beckengürtel stoßen, schicken ihre ventralen Flossenäste durch die oben erwähnten Nervenlöcher zu ihrem Bestimmungsort. Sie heißen diazonale Nerven. Die vor dem Becken zur Flosse ziehenden Nerven werden prozonale, die hinter dem Becken verlaufenden metazonale Nerven genannt. Die Summe der Rami pterygiales der prozonalen Nerven bildet den Nervus collector.

Bei einem unreifen *Hexanchus*-Weibchen von 1,65 m Länge bestimmte ich als ersten sicheren prozonalen Extremitätennerven den 29. Spinalnerven (Taf. XIII Fig. 11). Ich konnte mich nicht überzeugen, daß durch die Verbindung zwischen dem 28. und 29. Spinalnerven dem Nervus collector noch Fasern zugeführt werden. Bei der Zählung ging ich aus von dem 16. Spinalnerven, den Braus (1900) als letzten Brustflossennerven festgestellt hat. Der Nervus collector beginnt also mit einem feinen Ästchen des 29. Nerven und reicht bei dem genannten Exemplar bis zum 34. Nerven (einschl.), so daß er sich aus den Ästen von sechs prozonalen Nerven zusammensetzt. Vom 32. Nerven ab teilt sich der Nervus collector in zwei durch Faseraustausch miteinander verbundene Äste. Diese beiden Äste treten in der Höhe des 33. Nerven durch die Bauchwand, erhalten aber noch von diesem, wie vom 34. Nerven Verstärkungen. Nach

dem Durchtritt durch die Bauchwand spalten sich die Collectoräste wiederum in dorsale und ventrale Zweige, die mit den entsprechenden Anteilen des ersten diazonalen Nerven in Verbindung treten.

Was nun die diazonalen Nerven betrifft, so fand ich bei dem *Hexanchus*-Weibchen und bei einem 1,56 m langen unreifen Männchen nur zwei diazonale Nerven. Die Beckenplatte des Weibchens war, in der Linie der Nervenlöcher gemessen, 3,4 cm breit, die des Männchens 3,7 cm.

An dem 3,1 cm breiten Becken eines unreifen Männchens (ausgeschnittene Flosse) fand ich drei Nervenlöcher. Durch das erste Loch zog jedoch außer einem rein diazonalen Nerven noch ein selbständiger Collectorast. Wir haben also vier diazonale Nerven bei drei Nervenlöchern.

Bei einem erwachsenen, stark entwickelten Männchen (ausgeschnittene Flosse) fand ich eine Beckenbreite von 5,5 cm. In diesem Falle waren vier Nervenlöcher vorhanden. Ich hatte den Eindruck, als ob ein prozonaler Nerv (34.) von dem rostralen Rande des Pelvis umwachsen sei. Zum vierten diazonalen Nerven schien mir ein ursprünglich metazonaler Nerv (37.) geworden zu sein, da dieser letzte diazonale Nerv nur durch eine etwa 3 mm dicke Knorpelspange vom hinteren Beckenrande getrennt war, und die bei Besprechung des Hüftgelenks erwähnte Incisur (S. 11) fehlte.

Bei einem andern geschlechtsreifen Männchen (Beckenbreite von 4,5 cm) durchsetzten neben zwei rein diazonalen Nerven zwei dünne Ästchen eines im übrigen prozonalen Nerven das Becken in zwei separaten feinen Kanälchen. Ein fünftes Nervenpräparat von einem 2,70 m langen Fische zeigte eine Beckenbreite von 5,4 cm mit drei Nervenlöchern und einem zwischen den beiden vorderen Nervenlöchern gelegenen Gefäßloch. Bei den andern Präparaten zogen auch zum Teil Gefäße durch die Nervenlöcher.)

Bei einer weiblichen, fast ausgewachsenen Flosse sah ich zwei rein diazonale Nerven und einen Ast eines prozonalen Nerven (34. Nerv?) durch drei Nervenlöcher zur Ventralseite gelangen. Die Beckenbreite betrug 4,4 cm.

Das als Muskelpräparat verwendete, unzertrennte männliche Flossenpaar wies auf der einen Seite fünf, auf der andern Seite vier Knorpelkanäle auf. Auf der letztgenannten Seite fand sich jedoch in dem Gewebe, das die Articulation zwischen Pelvis und Metapterygium herstellte, ein fünfter Nervenkanal. Die Beckenbreite betrug 6 cm.

Ordnet man die hier gewonnenen Zahlen nach der Anzahl der Löcher, so ergibt sich für die Breite des Beckens in der Richtung der Linie, auf welcher die Löcher liegen, daß im allgemeinen mit der Zunahme der Beckenbreite auch die Löcher zunehmen. Die Tabelle lautet:

Nervenlöcher	Beckenbreite
1) 2	3,4 cm
2) 2	3,7 -
3) 3	3,1 -
4) 3	4,4 -
5) 3	5,4 -
6) 4	4,5 -
7) 4	5,5 -
8) 5	6,0 -
9) 5	6,0 -

Nur Fall 3 und 6 machen eine Ausnahme. Sie zeigen, daß diese Beziehung also nur bedingte Gültigkeit hat.

Leider fehlen mir bei den meisten Flossen die Längenmaße der Tiere, so daß ich über das Verhältnis der Beckenbreite zur Länge des Tieres und darüber, ob dies Verhältnis bei jungen und ausgewachsenen Tieren verschieden ist, nichts aussagen kann.

Bei der Untersuchung der metazonalen Nerven ergibt sich, daß die vier oder fünf vordersten die Bauchwand durchsetzen, dagegen die letzten um den unteren Rand der Muskulatur herum zur Flosse ziehen. Über die Stelle des Durchtritts durch die Bauchmuskulatur ist oben schon gesprochen worden. Es sei noch bemerkt, daß der letzte durchtretende Nerv schon näher dem unteren Rande liegt, als der vorhergehende. Dies kann daher kommen, daß sich der Rumpf nach hinten zuspitzt, also der ventrale Rand der Rumpfmuskulatur caudo-dorsalwärts aufsteigt, oder daß die Nerven allmählich dem unteren Rande zuwandern. Bei einem Präparate (junges Weibchen) fand ich, daß der letzte durchtretende Nerv (fünfter metazonaler Nerv) nur durch einen dünnen Sehnenstreifen vom Rande getrennt war.

Bei den ausgeschnittenen Flossen konnte die Zahl der freien metazonalen Nerven nicht sicher bestimmt werden, da die Bauchmuskulatur immer an der betreffenden Stelle durchgeschnitten war.

So kommt es, daß ich manchmal nicht sagen kann, ob es sich um echte Stämme oder um Äste handelt. In den sicheren Fällen betrug die Zahl der metazonalen Nerven 8. Von ihnen waren meist

vier, einmal auch fünf perforierende Nerven d. h. solche, die, wie oben dargelegt, die Bauchwand durchsetzen).

Der Verlauf der dorsalen Flossennerven in der eigentlichen Flossenmuskulatur ist derart, daß fast zwischen allen aufeinanderfolgenden Ästen Anastomosen bestehen. Die Anastomosen sind meist in der Muskulatur gelegen. Bei einem Exemplar fand ich sie allerdings zum größten Teil in oberflächlicher Lage. Einen ausgeprägten Längsstamm, wie ihn VON DAVIDOFF (1879, für *Acanthias vulgaris* beschrieb, konnte ich nicht finden. Die Zahl der Nerven (16) entspricht nicht der halben Zahl der Radien, deren Gesamtzahl 26 beträgt. Ein Nerv versorgt, wie ich mit Sicherheit bestimmen konnte, nicht nur zwei Muskelbündel, sondern bis zu vier Muskelfascikel. Es sind dabei nur solche Zweige gezählt, welche nicht in Anastomose mit Nachbarnerven standen. Dieser Befund ist wichtig, da in letzter Zeit GOODRICH (1906) durch elektrische Untersuchungsmethoden bei *Raja* nachgewiesen zu haben glaubt, daß von einem Nerven nur zwei nebeneinander gelegene Muskelbündel, entsprechend der RABLschen Formel, innerviert werden. Für diazonale und metazonale Nerven fand ich z. B. folgende Innervationsverhältnisse:

Der 1. diazonale Nerv versorgte das 6. und 7. Bündel. Anastomosen mit den beiden Nachbarnerven waren vorhanden und deshalb die Ausbreitung der Nerven wahrscheinlich eine viel größere. Der 2. diazonale Nerv versorgte das 7., 8. und 9. Bündel (auch hier fanden sich Anastomosen mit den beiden Nachbarn). Der 3. metazonale Nerv ging zu dem 12.—15. Bündel. Anastomosen mit den Nachbarn.)

Von besonderer Wichtigkeit für uns ist, daß die Sackmuskulatur und der Musculus compressor, wie alle andern Mm. radiales dorsales, nur von dorsalen Nerven versorgt werden. Somit ist die (aber nicht auf Grund der Innervation) von JUNGERSEN behauptete, von HUBER aber geleugnete dorsale Abkunft des Sackes sichergestellt. Die Nerven verlaufen auf der Außenseite des Sackes, also auf der ursprünglich rostralen Seite des ausgangggebenden Musculus radialis. Dicht am Genitalstamm *b* verlaufen auch in den proximalen Teilen dorsale Nerven auf der Innenseite des Sackes, treten jedoch bald zwischen dem Rande des Muskels und dem Knorpel zur Außenseite.

Die ventralen Flossennerven verlaufen direkt auf den Radien und anastomosieren sehr früh miteinander.

Einen der letzten ventralen Nerven konnte ich auf die Außenseite des Sackes verfolgen, konnte aber feststellen, daß es ein rein

sensibler Nerv ist, der sich unter der Haut des Genitalsackes zum Flossenkelch begibt. Offenbar ist beim Auseinandertreten der beiden Hornfädenplatten die von ventralen Nerven versorgte Haut zum Teil zur Bekleidung des aus der Tiefe hervorwuchernden Copulationsgliedes verwandt worden. Es ist zu bemerken, daß die Spitze des Copulationsgliedes von einer auffallend großen Menge von ziemlich dicken sensiblen Nervenstämmchen versorgt wird. Dieselben sind entweder ventraler Abkunft und verlaufen dann am unteren Rande des Musculus dilatator oder unter diesem Muskel selbst zu ihrem Bestimmungsorte, oder sie sind dorsaler Abkunft und nehmen ihren Weg über den Muskelsack oder im Winkel zwischen dem unteren Rande des Muskelsackes und dem Knorpel *b*.

Verglichen mit andern Selachiern (Braus, 1900, Taf. XVII), fällt der Anfang der Innervationszone der *Hexanchus*-Bauchflosse zusammen mit derjenigen von *Heptanchus*, doch reicht dieselbe um sechs seriale Nerven weniger weit caudalwärts als die letztere. Die Stellung des hinteren Endes des Innervationsbezirkes entspricht also serial mehr dem gewisser Spinaciden (*Acanthias*, *Centrina*), und mit diesen ist auch die Lage des Beckens vergleichbar. Das Becken von *Heptanchus* steht serial beträchtlich weiter hinten als das von *Hexanchus*. Noch viel weiter hinten ist bekanntlich das Becken von *Chlamydoselachus* gelegen. Es ist also unter den hexa- und heptatremen Selachiern bei *Hexanchus* der Beckengürtel serial am meisten dem Schultergürtel genähert und am weitesten cranialwärts gelegen.

II. Teil.

Beurteilung der Resultate und einige allgemeine Ergebnisse.

Für allgemeinere Betrachtungen stehen bei dem merkwürdigen und oft beschriebenen Copulationsorgan der Selachier die Befunde am Skelet, dem Mixipterygium, in erster Reihe. Ich möchte deshalb hier mit der Besprechung meiner Ermittelungen über das Mixipterygium von *Hexanchus* beginnen.

Das Eigentümliche des Mixipterygiums der Haie im allgemeinen beruht darauf, daß die sonst ziemlich gleichmäßige Anordnung des reien Flossenskelets in Form von Basalia und diesen angereihten Radien, also die typische kammartige Organisation durchbrochen erscheint. Denn die Knorpelteile, welche im Copulationsglied und im Flossenkelch liegen, sind ihrer relativen Länge nach außerordentlich voneinander verschieden und auch in ihrer gegenwärtigen Situation

durchaus nicht so hintereinander gereiht wie die Seitenradien der übrigen Flosse, welche ja bekanntlich ganz wie die Zähne eines Kammes in einer Ebene nebeneinander gelagert sind.

Es ist notwendig, von vornherein bei einem Versuche, die Skeletteile des Mixipterygiums von einer indifferenten Organisation der Selachierflosse abzuleiten, aufs schärfste zwei verschiedene Fragestellungen auseinanderzuhalten.

Einmal kann man sich darüber Rechenschaft zu geben versuchen, welches die ursprüngliche Reihenfolge der radienartigen Skeletteile war, als die betreffende Partie noch keine Verlagerungen erlitten hatte. Die Lösung dieser Frage ist unabhängig davon, ob man die Anordnung der Radien zu den Basalia ursprünglich als eine einreihige oder doppelreihige deutet. Sie steht deshalb auch in keiner notwendigen Beziehung zu einer der zahlreichen Hypothesen über die ursprüngliche Form des Extremitätenskelets (Archipterygium, Stichopterygium usw.); denn darin sind alle diese Anschauungen einig, daß im primitiven Stadium an einem Basale Radien als 1., 2., 3., 4. und sofort aufgereiht waren. Zu sagen, ob von den radienartigen Skeletstücken des Mixipterygiums solche, von denen eine derartige Reihenfolge nicht direkt ersichtlich ist, z. B. bei *b* und *β*, nun das eine ursprünglich vor dem andern oder hinter dem andern in dieser Reihe gelegen habe, soll unsre erste Aufgabe sein.

Zweitens aber erhebt sich die andre Frage, ob an der Beckenflosse der Selachier noch die ursprüngliche Achse im Sinne eines ehemaligen Archipterygiums nachweisbar ist und durch welchen Radius sie geht. Daß eine doppeltgefiederte Anordnung der Knorpelradien einst vorhanden war, ist allerdings nur bei der Brustflosse fossiler Selachier (Pleuracanthiden) nachgewiesen und durch die embryonalen Reste bei rezenten Squaliden (Braus, 1904, S. 215) auch für die Vorfahren dieser bestätigt. Aber die allgemeine Ähnlichkeit des Brust- und Bauchflossenskelets macht es wahrscheinlich, daß auch der Bau des letzteren ursprünglich ähnlich dem des ersteren gewesen sei. Auch ist bei den Pleuracanthiden, deren Brustflosse noch ein deutliches biseriales Archipterygium besaß, bereits an der Hinterflosse des Männchens ein Mixipterygium gebildet, bei dem ich einen Genitalstamm und die Radien des Flossenkelches geradeso wie beim rezenten *Hexanchus* glaube unterscheiden zu können. Wenigstens kann ich die von Jaekel (1895, S. 75, Fig. 2 rechts) abgebildeten Strahlen, welche die Basis des Genitalstammes verdecken, nur für solche, welche der Kelchwand angehörten, halten

(vgl. z. B. mit meiner Textfiig. 3). Die mediale Reihe entspricht in ihrer Lage vollständig dem Knorpel β des rezenten Tieres. Dadurch erklärt sich auch die von Jaekel (1895) als Drehung gedeutete Lage der Radien. Wenn nun die Spitze des Archipterygiums schon so früh in der Vorgeschichte der Haie bei der Bildung des Mixipterygiums eine Umwandlung erfuhr, so wird man nur Aussicht haben, beim Männchen innerhalb dieses Organs noch Reste der ursprünglichen Zustände aufzudecken, nicht aber beim Weibchen, bei welchem mit dem Mangel eines Copulationsorgans eine Rückbildung der Spitze einherging. Da die progressiven Veränderungen des Skelets im Copulationsglied und bei der Entwicklung desselben eine sekundäre Umbildung mancher Teile bewirkt haben können und wir nicht ohne weiteres wissen, ob die besondere Größe mancher Stücke oder ob besondere Beziehungen zu den Weichteilen hier aus funktionellen Gründen neu entstanden oder aus historischen Gründen von früher her auf den jetzigen Zustand übertragen worden sind, so ist es nötig, die historische Achse oder »Stammreihe« von einer etwa später entstandenen funktionellen Achse zu unterscheiden.

1. Die Reihenfolge der Radien im Mixipterygium.

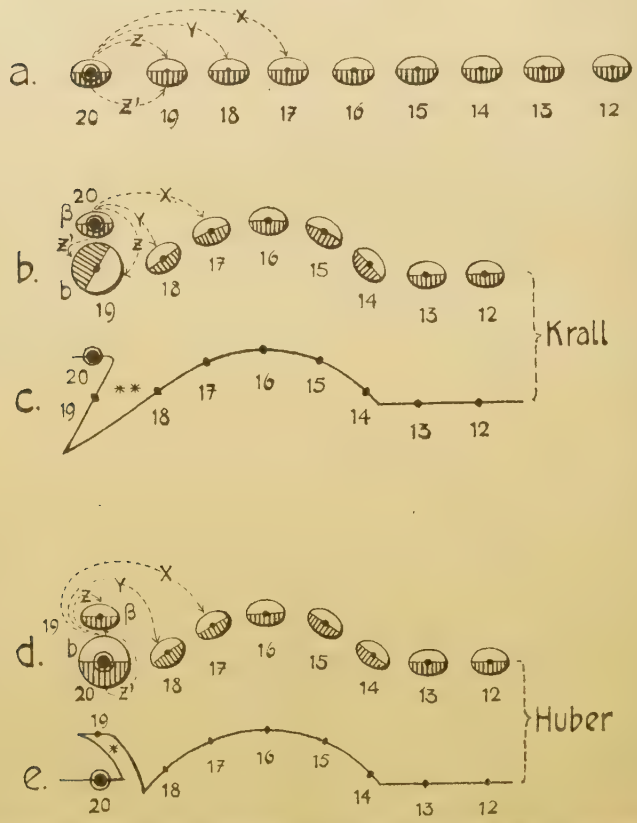
Über die Einfügung des am schwierigsten zu deutenden Knorpels β in die Reihe der Radien gehen die Ansichten der Autoren sehr auseinander. Gegenbaur (1870, S. 452) und Jungersen (1898, S. 504) halten ihn nicht für einen eigentlichen Radius, sondern für eine sekundäre Abspaltung. Das kleine Knorpelchen bei *Cacharias*, auf welches Gegenbaur als Ausgangspunkt dieser Abspaltung verweist (Taf. XV Fig. 10 β), ist aber auch gelegentlich bei der männlichen Flosse von *Heranchus* in ähnlicher Weise zu finden (Taf. XII Fig. 4*) und also, da es mit unserm β in derselben Flosse vorkommt, unmöglich mit letzterem identisch. Ich bin mit Petri, 1878, und Huber, 1901, der Ansicht, daß ein so großes, radienähnliches Stück wie β meistens sich darstellt, ein selbständiges Gebilde ähnlich den andern Radien sein dürfte und daß die engen, ligamentösen Verbindungen mit dem Genitalstamm sich aus der nahen funktionellen Beziehung zu der Tätigkeit des Copulationsgliedes herleiten. Huber hat auch embryologisch β als einen selbständigen Knorpel nachgewiesen. Er bezeichnet nun aber β als einen Radius, welcher einst lateral vom Genitalstamm b lag, also in der Reihe der Radien b ursprünglich vorausging. Er soll aus der Reihe herausgerückt und sekundär in seine jetzige Lage, dorsal von b, gelangt sein.

Ich bin jedoch zu einer andern Auffassung als Huber gelangt, und zwar auf Grund der Lageverhältnisse der Muskulatur in ihren Beziehungen zu den Radien. Für unsre Betrachtungen können wir von einem Zustande ausgehen, in welchem zu jedem wohlentwickelten Knorpelstrahl je ein dorsaler und ventraler Musculus radialis gehört. (Daß dieselben bei *Hexanchus* nicht genau in ihrer Lage und speziell in der Richtung ihrer Achsen mit den Knorpeln übereinstimmen, sei hier nur vermerkt; es ist dies für die hier zu behandelnde Frage gleichgültig, da auch trotz dieser Abweichungen die Cöincidenz eine genügend sichere ist.) Gehen nun die Radien Veränderungen ihrer Lage, Drehungen oder Verschiebungen ein, welche die Reihenfolge verwischen, so ist doch, wie ich fand, an den Muskeln noch die ursprüngliche Ordnung erkennbar. Die nächste Aufgabe war nur die, alle differenzierten Muskelindividuen des Copulationsorgans auf die primitiveren Musculi radiales zurückzuführen. Dies geschah im speziellen myologischen Teil dieser Arbeit unter Berücksichtigung des feineren Faserverlaufes und der Innervation. Es gelang auch, in dem anscheinend vom Typus der gewöhnlichen Mm. radiales ganz abweichenden Muskel des Genitalsackes ein einziges, nur verbreitertes und besonders ausgebuchtetes dorsales Individuum dieser Art zu erkennen. Sieht man nun zu, wie die jetzt noch erkennbaren Mm. radiales aufeinander folgen, so ergibt sich mit Notwendigkeit, daß nicht, wie Huber annimmt, β aus der Reihe gerückt und dorsal von b getreten ist, sondern daß umgekehrt b die ursprüngliche Reihe verließ und sich ventral von β lagerte.

Wir wollen uns einmal an einem Schema die Ansicht Hubers und meine Deutung klarmachen. Dazu wäre wegen der verschiedenen Richtung der Radien nötig, Schnitte in zwei Ebenen zu führen. Wir wollen jedoch die Querschnitte der seitlichen Radien in die Schnittebene des Gliedes b verlegen (Textfig. 14). Eine solche schematische Figur würde plastisch gedacht eine Anordnung der Radien wie in Textfig. 15 *A* ergeben. Es sei hier schon darauf hingewiesen, daß der Balken *A A* schematisch diejenigen Knorpel repräsentiert, welche an dem medialen Rand der Flosse liegen und den Mm. radiales Ursprung gewähren, wie es z. B. an den Knorpeln *B* und b_1 unzweifelhaft zu erkennen ist. Der Querschnitt durch diesen Balken, welcher in Textfig. 14 auch geradeso quer geschnitten gedacht ist, wie die Radien selbst, ist mit einem besonders großen schwarzen Centrum markiert. Zugleich geben die Figuren ein Schema des Muskelverlaufes bei undifferenziertem und differenziertem

Skelet. Es ist mittels gestrichelter Pfeile bezeichnet, wie die Mm. radiales von ihrem Ursprung an den am meisten medial liegenden Knorpeln aus zu den Radien verlaufen; es ist also die Verlaufs-

Fig. 14.



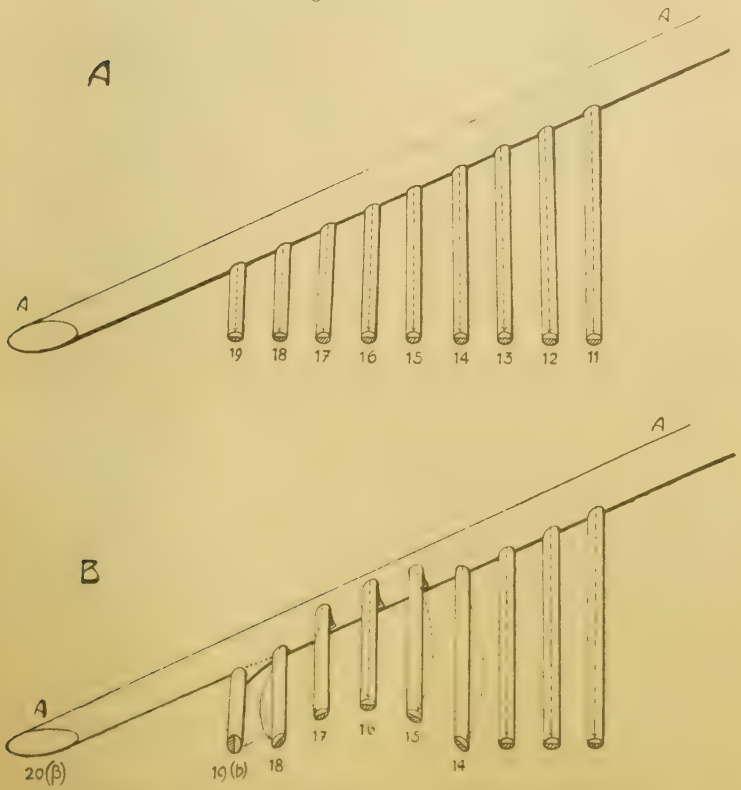
Schematischer Querschnitt durch die Radien und die Achse zur Erläuterung der notwendigen Verschiebungen des Muskelverlaufes nach Differenzierung des Copulationsgliedes. Der Muskelverlauf ist durch gestrichelte Pfeile angedeutet.

a indifferentes Schema; *b* Differenzierung nach Annahme des Verfassers (entsprechend dem tatsächlichen Verlauf); *d* Differenzierung nach Annahme Hubers (den tatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechend).

richtung durch den Pfeil markiert, nicht etwa die Insertion (s. betreffend letzterer den spez. Teil). In Textfig. 14 ist die ursprünglich dorsale Hälfte der Radien weiß, die ventrale schwarz schraffiert wiedergegeben. Die ursprüngliche Horizontalebene, in welcher die

Radien lagen, ist durch Textfig. 14*a* repräsentiert. In Textfig. 14*b* ist die Verlagerung, wie ich sie annehme, nach Art der in Fig. 14*a* gewählten Darstellung gezeichnet und in Fig. *c* ist nur die Kurve aufgezeichnet, welche man erhält, wenn man die ursprünglichen

Fig. 15 *A* und *B*.



Schema der indifferenten (*A*) und differenzierten (*B*) Radien und Muskelanordnung. Vgl. Textfig. 14 *a* und *b*.

horizontalen Halbierungsebenen aller Radien miteinander verbindet. Die Stelle, wo der Mittelpunkt der Radien sich befindet, ist in der Kurve durch einen Punkt angedeutet. Textfig. 14*d* und *e* verdeutlichen in derselben Weise die Verhältnisse, wie sie sich nach der Ansicht Hubers ergeben müßten.

In Kurve 14*c* geht infolge der Drehung des 19. Strahls, welche

ich auf Grund der Muskel- und Nervenverhältnisse annehme, ein Recessus von der Dorsalseite aus an der mit ** bezeichneten Stelle zwischen dem 20. Strahl und dem Bogen, welchen der 14.—18. Strahl beschreiben, in die Tiefe. Dieser Bogen gibt die Verlagerung an, welche bei den Radien in der Wand des Flossenkelches eingetreten und welche im speziellen Teile beschrieben ist. Wenn nun in der Reihe der Radien nach meiner der Textfigur zugrunde gelegten Ansicht Strahl $\beta = 20$ in Wirklichkeit ursprünglich auf Strahl $b = 19$ folgte, so müssen von β die Ursprünge der Muskeln ausgehen. Denn es stellt dann β einen Teil des Balkens AA (Textfig. 15 A) dar, welchem seiner medialen Lage wegen, wie wir sahen, alle Muskelursprünge angehören. Von β entspringend müssen die Muskeln in ihrem ferneren Verlaufe so gerichtet sein, daß der drittletzte dorsale Muskel, welcher von den drei letzten Muskeln die geringste Lageveränderung erlitten hat, noch ziemlich gerade zu Strahl 17 geht; der zweitletzte (y) muß sich zu Strahl 18 begeben und ebenso der letzte (z) zu 19, wobei diese beiden Muskeln, um ihre Lage dorsal zu den Radien beizubehalten, starke Biegungen beschreiben müssen. Daß sie dabei einander überkreuzen, zeigt speziell Textfig. 15 B an der betreffenden Stelle (Muskeln zum 18. und 19. Radius). Andrerseits muß der letzte ventrale Muskel (z') von der Unterseite von 20 zu der medialen, früher ventralen Seite von 19 verlaufen. Da die Ventralseite des Flossenkelches keine den Radien (17. und 18.) angelagerten Muskeln besitzt, so haben wir leider keine Kontrolle über das Verhalten dieser und brauchen auch ihren Verlauf theoretisch nicht zu konstruieren. Diese ganze Konstruktion ist durch den Vergleich von Textfig. 14 b und c mit Textfig. 14 a und 15 A und B leicht zu kontrollieren.

Die realen Verhältnisse erfüllen nun bei *Hexanchus* vollständig die Bedingungen, welche hier für Ursprung und Verlauf der Muskeln der Dorsal- und Ventralseite des Skelets aufgestellt worden sind. Denn dem letzten dorsalen, von β zu b ziehenden Muskel des Schemas z entspricht vollkommen die Lage des Sackmuskels, welcher auch von dorsalen Nervenästen versorgt wird. Auch wird dieser von dem zum 18. Strahl gehörenden Musculus radialis, welcher ganz in der Richtung des vorletzten Muskels (y) des Schemas verläuft, teilweise gedeckt, wie es die Konstruktion verlangt. Muskel x ergibt sich am Präparat ohne weiteres in dem Musculus radialis, welcher zum 17. Strahl gehört. Auch der letzte ventrale Muskel x' des Schemas ist vollständig in seinen charakteristischen Merkmalen durch den

Musculus dilatator repräsentiert, denn dieser ist am Präparat von ventralen Nervenästen versorgt, entspringt an β, liegt fernerhin ventromedial von β und begibt sich zu b.

Die Übereinstimmung des Muskelursprunges und Muskelverlaufes zwischen Präparat und Schema ist also eine vollständige, und deshalb halte ich diese zunächst nur schematisch skizzierte Ansicht für die richtige. Auch drängt sich, wenn man bedenkt, daß die den letzten Radialmuskeln z' und z entsprechenden Muskeln (M. dilatator und Sackmuskulatur) geradeso an den Terminalstücken inserieren, wie dies die gewöhnlichen Mm. radiales an den Hornfäden tun, die Vermutung auf, daß die Terminalstücke mit den Hornfäden genetisch in Beziehung stehen. Bei fossilen Pleuracanthiden findet man in der Tat an dem terminalen Ende des Copulationsgliedes, wo die Terminalstücke liegen sollten, hornfädenartige Komplexe (O. Jaekel, 1895, S. 75, Fig. 2). O. Jaekel betrachtet auch die sichelförmigen Krallen am Copulationsorgan dieser Tiere als Modifikationen von Hornfäden (l. c., S. 82). Fernerhin ergibt sich aus den Muskelverhältnissen, aus der Lage des Eingangs zum Genitalsack und der Lage der Terminalstücke, daß in der Tat der Genitalstamm b die Drehung erlitten hat, welche in Textfig. 14 b skizziert ist. Denn die untere Kante des dorsalen Sackmuskels (welche bekanntlich nicht hier am Knorpel entspringt (vgl. S. 35)), liegt auf der jetzigen ventro-lateralen Seite von b und erweist diese also als die ursprüngliche Dorsalseite. Gerade gegenüber — also hier dorsomedial — liegt der ventrale Musculus dilatator und erweist diese Seite als die ursprüngliche Ventralseite. Auch könnte der Muskelsack nicht nach der ventralen Seite der Flosse so stark vorquellen — ein Verhalten, was dazu führte, daß er irrtümlicherweise für einen Teil der ventralen Muskulatur gehalten wurde —, wenn b sich nicht im entgegengesetzten Sinne wie Radius 18 gedreht hätte, so wie es die Kurve in Fig. 14 c angibt. Es verläuft ja in der Tat die Sackmuskulatur ganz in der Richtung des Recessus, welcher in diesem Schema bei $\rightarrow$ seine Öffnung hat. Dies führt uns zu der näheren Betrachtung des Schlitzes, der bei unserem Objekte die Öffnung des Sackes repräsentiert. Er ist dorsalwärts offen, gerade wie im Schema des Recessus. Er läuft auch spiralig um die jetzige laterale Seite des Genitalstammes herum, also ganz in dem Sinne des Schemas (auf der rechten Körperseite in der Richtung des Uhrzeigers). Endlich bemerken wir an den Terminalstücken, von welchen das eine, entsprechend den an ihm inserierenden Muskelfasern, als Derivat

der dorsalen Flossenfläche, das andre analogerweise als Derivat der ventralen Flossenfläche aufzufassen ist (gleichgültig ob dieselben in der Tat von Hornfäden abstammen oder genuin im Mesoderm entstanden sind), daß sie keine rein dorsale und rein ventrale Lage besitzen, sondern so gelagert sind, wie es der angenommenen Drehung von *b* (rechts) im Sinne des Uhrzeigers um etwa 100 Grad entspricht. Es liegt das mit dem ventralen Musculus dilatator zusammenhängende Terminalstück dorso-medial zu *b*. Ich nenne es wegen seiner Beziehung zum Dilatator: »dilatierendes Terminalstück« = *Td*. Das andre mit dem dorsalen Musculus compressor zusammenhängende Terminalstück liegt ventro-lateral zu *b*. Ich nenne es wegen seiner Beziehung zum Compressor: »komprimierendes Terminalstück« = *Tc*[1].

Wenden wir uns dagegen zu der Ansicht Hubers, nach welcher ursprünglich β der 19. Radius und *b* ursprünglich der 20. Radius gewesen sein und also den medialen Rand der Flosse gebildet haben soll (s. Schema Textfig. 14 *d* und *e*), so ergeben sich genau nach denselben konstruktiven Prinzipien, wie sie in Textfig. 14 *b* und *c* angewendet wurden, Linien für den Muskelverlauf, wie sie der Wirklichkeit nicht entsprechen. Denn die dorsalen Muskeln *z*, *y* und *x* müßten von dem Genitalstamm aus zu β, dem 18. und 17. Strahl verlaufen und der ventrale Muskel *z'* von dem Genitalstamm zu β ziehen, wie es Textfig. 8 *d* verdeutlicht. Entweder stimmt an den beim Präparat vorhandenen Muskeln der Verlauf nicht mit diesem Schema (dorsale Muskeln), oder es fehlt überhaupt der entsprechende Muskel (ventraler Muskel). Auch öffnet sich der Recessus in dem nach Huber entworfenen Schema nach unten (Textfig. 14 *e*), in Wirklichkeit aber der auf die Kurve zu beziehende Sack nach oben. Auch bleibt die Lage des Schlitzes und die Lage der Terminalstücke nach der Huberschen Ansicht unverständlich.

Fragen wir uns zum Schluß, wie man sich auf Grund meiner Befunde die Ursachen für die Verlagerung der Radien und wie man sich die Entstehung des Copulationsgliedes überhaupt vorstellen soll, so läßt sich folgendes sagen. Die beträchtliche Vergrößerung des 19. metapterygialen Radius zum Genitalstamm, welche auch ent-

[1] Jungersen braucht die Bezeichnungen: dorsales und ventrales Terminalstück *Td* und *Tv*, von welchen *Td* meinem *Td*, *Tv* meinem *Tc* entspricht. Ich habe die Nomenklatur deshalb geändert, weil das von Jungersen als »dorsal« bezeichnete Stück in Wirklichkeit ventralen Ursprunges ist, und umgekehrt das ventrale Jungersens der dorsalen Seite angehört.

wicklungsgeschichtlich postfötal mit der Entfaltung des Copulationsorgans erst in Gang kommt Jungersen, Huber, führte nicht nur zu einer Verlängerung, sondern auch zu einer Verdickung dieses Skeletteiles. Eine beträchtliche Verdickung mußte veranlassen, daß der Genitalstamm aus der Reihe der übrigen Radien wegen Platzmangels heraustrat und zwar ventralwärts, weil hier die Muskulatur eine schwächere ist als dorsal (es fehlen z. B. die Mm. truncoceratoidei). Anderseits sind die übrigen Radien (14.—18. metapterygialer Radius) in entgegengesetzter Richtung dorsalwärts ausgewichen, denn an ihnen inserieren dorsale Muskeln, wie im speziellen Teile beschrieben wurde, ein Verhalten, was die andern Radien nicht zeigen. So konnte leicht die Bildung des Flossenkelches eingeleitet werden. Mit dem Austreten von *b* aus der Reihe der übrigen Radien wird aber weiterhin verständlich, daß der Copulationsstamm (rechts) im Sinne des Uhrzeigers sich um seine Achse drehte, wenn man den Verlauf der ventralen Muskulatur zu dem Schaltstücke, auf welchem *b* sitzt, nämlich b_2, und zu *b* selbst im Auge behält. Der Musculus flexor interior verläuft so, daß unter seiner Wirkung eine solche Drehung befördert wird, zumal der antagonistische Musculus radialis dorsalis als solcher fehlt, weil er zum Aufbau des Sackmuskels Verwendung fand.

Mit dem Austritt von *b* aus der Reihe und seiner Rotation erklärt sich aber auch die Entstehung des Genitalsackes bzw. seiner Muskulatur. Denn ein hochkant auf *b* stehender dorsaler Musculus radialis, wie er für die dorsalen Muskeln charakteristisch ist, muß, wenn *b* tiefer tritt und dabei rotiert, sich um den Knorpel herumwickeln und so schon eine Tasche bilden. Natürlich werden noch andre funktionelle Ursachen hinzugekommen sein, die zu solch einer Vergrößerung des Sackes führten, wie sie tatsächlich besteht. Ich verweise auf Textfig. 11 und 13. Es ist natürlich, daß bei einem Tiefertreten des Radius *b* auch die Muskulatur, die zu *b* gehört, an dem 18. metapterygialen Radius und dessen Muskulatur vorbei in die Tiefe treten muß.

Auch die dem Knorpel *b* in dem Sacke angeheftete Lippe *L* (Textfig. 11) läßt sich durch eine Drehung des Gliedes *b* erklären. Es handelt sich wahrscheinlich um die untere Kante des ursprünglichen medialen Randes der Flosse. Dieser mediale Rand mußte beim Auseinanderweichen der Hornfädenplatten dicker werden. Caudal von dem kurzen Strahle *3*, der von dem üppig wachsenden *b* weit überragt wurde, fand dann zwischen dorsaler und ventraler Kante

des nunmehr dicken medialen Randes das Austreten des Gliedes *b* und an diesem die Einstülpung statt. Bei Drehung des Knorpels *b* wurde dann die untere Kante mit in den Sack eingerollt und vergrößerte sich aus Zweckmäßigkeitsgründen. Dies alles läßt sich allerdings am Präparat leichter demonstrieren als mit Worten auseinandersetzen. Durch ihre jetzige Größe und durch ihre Glätte ist die Lippe geeignet, zusammen mit dem M. compressor einen vollständig dichten, ventilartigen Abschluß des Schlitzes zu bewerkstelligen.

Durch die ventro-mediale Verschiebung des Radius *b* läßt sich auch begreifen, warum man einen großen Teil der ventralen Muskulatur von der dorsalen Seite her erblicken kann.

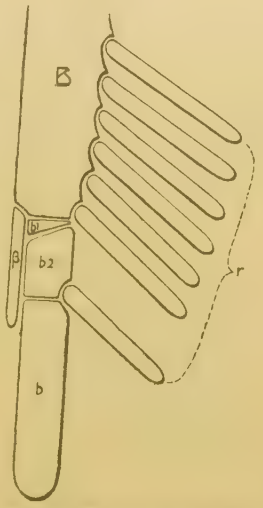
2. Die historische Achse und ihre Lage im Mixipterygium.

Wenn man nachzuforschen versucht, ob überhaupt eine Achse historisch unter den Strahlen, welche jetzt das Mixipterygium bilden, bestand, so muß man sich darüber klar sein, daß die Eigenschaften, welche jetzt an der Flosse bei dem Basale metapterygii klar erkennbar sind, auch für die Fortsetzung desselben, die terminalen Glieder der Stammreihe, Geltung haben mußten. Am Skelet selbst ist für das genannte Basale charakteristisch, daß an ihm lateral (präaxial) die Radialia einreihig mit ihren Ursprüngen befestigt sind, während sonst die Radialia selbst stets nebeneinander liegen und nie ein Radius (abgesehen von terminalen Spaltungen) den Ursprung eines andern trägt. Ob auch medial (postaxial) am Basale metapterygii der Beckenflosse einst Radien saßen, dafür haben wir keine sicheren Belege. Allerdings hat A. Fritsch in seiner Rekonstruktion (1890, Bd. III, S. 17, Fig. 208. 2) einen postaxialen Radius abgebildet, welcher am Pelvis neben dem Basale articuliert und letzterem fest angefügt ist. Es ist auffallend, daß ich an derselben Stelle, postaxial vom Basale, aber etwas dorsalwärts, fast konstant ein kleines Knorpelchen bei *Hexanchus* fand (Textfig. 3*x*). Inwiefern hier wichtige Rudimente oder Neubildungen vorliegen, wage ich nicht zu beurteilen. Bei den Dipnoern (*Ceratodus*) besteht heute noch embryonal ein postaxialer Radius des ersten Gliedes der Stammreihe (Semon, 1898), und die ausgewachsenen Tiere haben Reste von einem oder von mehreren solchen (Braus, 1900, S. 257).

Es handelt sich also darum, ob unter den terminal von dem Basale metapterygii liegenden Knorpeln sich solche befinden, an welchen einreihig oder sogar zweireihig andre Knorpel (Radien)

articulieren. Es trifft dies bei *Hexanchus* bei b_1 zu, auf welchem sechs Knorpelstäbe befestigt sind (15.—18. metapterygialer Radius, b_2 mit b und β). Weiter terminalwärts ist bei *Hexanchus* kein radientragender Knorpel mehr vorhanden und deshalb führt uns *Hexanchus* in dieser Frage nicht weiter. Dagegen hat JUNGERSEN darauf hingewiesen, daß bei Rochen an allen Zwischengliedern der Reihe, deren Fortsetzung das Copulationsglied bildet, Ursprünge gefunden werden. Einen gleichen Befund erhob er auch bei Squaliden. Ich möchte, da JUNGERSEN nicht besonders auf die Bedeutung dieser Befunde für die Bestimmung der Achse eingegangen ist, an seinem Befund an *Somniosus microcephalus*, einem Spinaciden, dartun, wie sich die Fortsetzung der Achse nach seinen Bildern nachweisen läßt. Ich gehe dabei davon aus, daß β in der Reihe der Radien auf b folgte (siehe voriger Abschnitt), und verweise auf Textfig. 16, ein Schema, welches die Ursprünge der Radien an den Knorpeln der Stammreihe getreu den Befunden JUNGERSENS am Objekt wiedergibt.

Fig. 16.



Schema der Radienanordnung bei *Somniosus microcephalus* (entsprechend einer Abbildung JUNGERSENS).

Hier sehen wir präaxial in Fortsetzung der Radien, welche vom Basale metapterygii ihren Ursprung nehmen, bis an die proximale Partie des Genitalstammes b selbst Articulationsstellen von Radien reichen. Auf der postaxialen Seite entspricht diesen Radien der Strahl β, welcher hier auch mit B articuliert. Nach einem solchen Befunde ist es begreiflich, daß auch JUNGERSEN sich der Meinung der früheren Autoren (GEGENBAUR, PETRI) anschloß und die Stammreihe durch den Genitalstamm führte. Derselben Ansicht sind auch HUBER und BRAUS. Allerdings gehen die Anschauungen dieser Autoren über die Deutung von β sehr auseinander (S. 44).

Zu diesen Befunden am Skelet steht nun allerdings das Verhalten der Muskulatur in einem scheinbaren Gegensatz. Achtet man nämlich auf die Ursprünge derjenigen Elemente der dorsalen Muskulatur, welche direkten Ursprung am Knorpelskelet nehmen (Mm. pterygo-ceratoidei und Mm. pterygiales proprii, spez. Teil, S. 31),

so zeigt sich, daß die Ursprünge am Basale metapterygii und weiter terminalwärts an b_1 und β befestigt sind. In dieser Beziehung verhält sich also β genau so wie proximal B und könnte deshalb als Fortsetzung der Stammreihe angesehen werden.

Es ist aber auch eine andre Deutung möglich, daß nämlich die ursprünglich vom Rumpfe über die Flosse sich ausbreitende Muskulatur dort in einem primitiven Stadium mit ihren Ursprüngen am Knorpelskelet sich ansetzte, wo dasselbe dem Rumpfe am nächsten gelegen und deshalb für die Muskulatur am leichtesten erreichbar war. Es ist dies der mediale Rand der Flosse und die in ihm liegenden Skeletteile, also nach den Darlegungen im vorigen Abschnitt B, b_1 und β. Nach dieser Auffassung wäre das Verhalten der Muskulatur aus funktionellen Gründen erklärt und die angegebene Reihe von Skeletstücken könnte als funktionelle Achse der Flosse bezeichnet werden. Mit der historischen Achse braucht sie nichts gemein zu haben.

Was nun den Knorpel β betrifft, so würde derselbe, falls b die historische Achse ist, mit Notwendigkeit ein medialer (postaxialer) Radius sein. Denn es wurde im vorigen Abschnitt nachgewiesen, daß in der Reihenfolge der Radien β hinter b rangiert. Nach allem, was wir von der Brustflosse wissen, ist eine biseriale Anordnung der Muskulatur bei einem biserialen Skelet nicht zu erwarten und auch bei *Hexanchus* an dieser Stelle nicht vorhanden. Sollte bei den Verlagerungen, welche im Mixipterygium stattgefunden haben, sekundär eine Verschiebung von Radienursprüngen auf Nachbarradien eingetreten sein, so käme freilich den Anordnungen der Skeletstäbe (Radien) an den Zwischenstücken keine Beweiskraft für unsre Frage zu. Hoffentlich bringt die Untersuchung der embryonalen Entwicklung des Mixipterygiums weiteres Licht in die Frage nach der ursprünglichen Anordnung der Radien zu einer Achse. Auf Grund des hier zusammengestellten Materials, glaube ich, kann man über Wahrscheinlichkeiten nicht hinauskommen.

3. Mangelnde Selbständigkeit der Musculi radiales und mangelnde Übereinstimmung des Verlaufes der Musculi radiales und der Skeletradien.

Bekanntlich wird von denjenigen Autoren, welche für eine Entstehung des Gliedmaßenskelets aus ursprünglich selbständigen Skeletstäben eintreten, Wert darauf gelegt, daß eine ursprüngliche komplette Übereinstimmung der Anordnung zwischen den Muskelindividuen der

Flossen und den Skeletstäben besteht. Denn da freie Radien bisher noch nicht mit Sicherheit beobachtet worden sind, ist das Hauptargument für die Annahme einer ursprünglichen Existenz solcher bei der Muskulatur gesucht worden. Ist diese wirklich ursprünglich in einzelne separate (als metamer anzusprechende) Individuen geteilt, und entsprechen die Radien ihrer Anordnung, was Lage und Zahl angeht, bis ins Einzelne denselben, so muß das Basale, auf welchem die Radien sitzen, — so schließt man — auch einst entsprechend denselben aus einzelnen Stücken zusammengesetzt gewesen und aus ihnen sekundär verschmolzen sein.

Für diese Frage ist es nicht ohne Interesse, daß bei *Hexanchus* die Mm. radiales der Beckenflosse nicht völlig selbständig, sondern durch Anastomosen miteinander verbunden sind (S. 30). Da bei Embryonen solcher Haie, welche im ausgebildeten Zustand selbständige Mm. radiales besitzen, Anastomosen zwischen den Anlagen derselben bestehen, so darf man, auch ohne die Entwicklung von *Hexanchus* zu kennen, wohl annehmen, daß hier diese Anastomosen zeitlebens persistieren. Es entsprechen auch die Verbindungsbrücken zwischen den Muskelindividuen der *Hexanchus*-Flosse nicht etwa nur in ihrer Lage dem Basale, so daß man daran denken könnte (C. Rabl), daß die angenommene Confluenz der Muskeln eine solche der Radien herbeigeführt habe oder umgekehrt, sondern sie finden sich auch distal über den Radien selbst. Die Muskulatur zerfällt also selbst dort nicht in völlig getrennte Stücke, wo das Skelet deutlich in einzelne Stäbe aufgelöst ist. Auch die Lage der zwar nur unvollständig voneinander getrennten, aber doch als Individuen unterscheidbaren Mm. radiales zu den Knorpelstäben ist keine absolut übereinstimmende, es finden sich vielmehr deutliche Überkreuzungen (spez. Teil, S. 30).

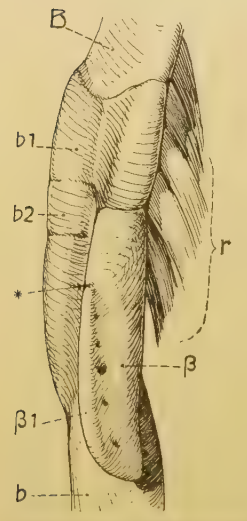
Für die Frage der Metamerie der Flosse liefert mein Objekt insofern einen Beitrag, als auch bei der Bauchflosse von *Hexanchus* ein Spinalnervenast mehrere (bis zu vier) Mm. radiales versorgt (S. 31). Da die Elemente groß genug sind, um auf Grund der Präparation sagen können, daß die betreffenden Nervenäste auch wirklich in den Muskeln endigen, in welche sie eintreten, und nicht etwa dieselben wieder als sensible Endäste verlassen, so hat dieser Befund eine gewisse Bedeutung gegenüber den Angaben von Goodrich (1906, S. 369); denn dieser Autor gibt zwar zu, daß Nervenanastomosen innerhalb der Gliedmaßenmuskeln der Haie vorkämen, behauptet aber, dieselben seien nur sensibler Natur und die Muskeln

selbst seien geradeso metamer versorgt, wie die embryonalen Dohrn'schen Muskelknospen (vgl. auch dazu Braus, Anat. Anz. Bd. XXIX. S. 558. Anm.).

Nach den anatomischen Verhältnissen an der *Hexanchus*-Bauchflosse hat man durchaus den Eindruck, daß es sich hier um eine einst einheitliche dorsale und ventrale Muskelplatte handelt, welche erst in ihren distalen (lateralen) Partien, entsprechend den Radien, sich zu gliedern begonnen hat.

Anmerkung. Nach Beendigung der Arbeit machte ich eine interessante Beobachtung, die ich an dieser Stelle anführen zu dürfen glaube, da sie keinen wesentlichen Einfluß auf die Darstellung und Argumentation ausübt. Ich fand nämlich, als durch Zufall der Knorpel β durchbrach, daß derselbe von mit Perichondrium ausgekleideten Kanälen durchsetzt wird. Bei genauerer Betrachtung der dorsalen Seite konnte ich hintereinander fünf in einer seichten Rinne gelegene Löcher finden. Sie waren 3—4 mm vom medialen Rande entfernt (Textfig. 17). Es entsprachen ihnen ebensoviele Löcher auf der Ventralseite. Die demnach vorhandenen Kanäle waren von feinen Nerven durchsetzt. Vermutlich handelt es sich um Rami ventrales, die an der Innervation des M. dilatator teilnehmen. Dieser Muskel bedeckt mit seinem Ursprunge die Austrittsöffnungen der Kanäle.

Fig. 17.



Nervenlöcher in β (*Hexanchus griseus*). * Gelenklinie; β_1 die mit β verwachsene Knorpelspange. Teil des rechten Mixipterygiums von medial und oben gesehen. *r* Radien. Bezeichnungen wie in den früheren Textfiguren.

Die Rinne mit den Nervenlöchern, welche sich auf der dorsalen Fläche von β befindet, spricht dafür, daß hier eine einst selbständige Knorpelspange β_1 mit dem eigentlichen Körper von β verwachsen ist, wahrscheinlich ein medialer (postaxialer) Radius. Daß es sich um einen mit β verschmolzenen Radius handelt, wird dadurch wahrscheinlich, daß sich etwas vor dem rostralsten Nervenloch noch eine deutliche Veränderung der Knorpelsubstanz in Form eines kleinen, etwa 1,5 mm breiten Streifens findet, wie dies für die Gelenke der Radien und der Stammglieder charakteristisch ist. Es handelt sich offenbar um ein außer Funktion gesetztes (Radien-)Gelenk.

An zwei Präparaten konnte ich das Fehlen von Nervenkanälen im Knorpel β beobachten. In diesem Falle war β schmäler und cylindrisch. In vier Fällen habe ich die Kanäle feststellen können.

Der Umstand, daß der hypothetische Radius an β articuliert, dürfte dafür sprechen, daß β ein Basale ist (ob ein Teil des primären Basale metapterygii oder ein sekundäres postaxiales Basale, möchte ich dahingestellt sein lassen). Die Deutung gewinnt durch diese letzte Entdeckung noch mehr als vorher an Interesse; hoffentlich kann sie entwicklungsgeschichtlich weiter durchgeführt werden.

Die vorliegende Arbeit wurde im anatomischen Institut zu Heidelberg (Herr Geh. Hofrat Fürbringer) angefertigt. Die Anregung und das Material verdanke ich Herrn Prof. H. Braus, Heidelberg. Es drängt mich, Herrn Prof. Braus auch hier meinen innigsten Dank zu sagen für die mir in jeder Weise gewährte Unterstützung und für das große Interesse, das er stets meiner Arbeit entgegengebracht hat. Zu größtem Danke bin ich auch meinem hochverehrten Chef, Herrn Geh. Hofrat Fürbringer verpflichtet, der mir in weitestem Maße und in liebenswürdigster Weise die Mittel der Anstalt zur Verfügung stellte.

Literaturverzeichnis.

Bolau, 1881. Über die Paarung und die Fortpflanzung der Scylliumarten. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXXV. S. 321—325.

Braus, H., 1898. Über die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern.

—— 1900. Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse.

Davidoff, M. v., 1879. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaßen der Fische. Morpholog. Jahrbuch. Bd. V.

Döderlein, L., Das Skelet von Pleuracanthus. Zool. Anz. Bd. XII. S. 123—127. Leipzig 1889.

Fritsch, A., Über Pterygopodien permischer Haifische der Gattungen Pleuracanthus und Hexacanthus. Zool. Anz. Bd. XIII. 1890. S. 318—320.

—— Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd. III. Heft 1. Prag 1890.

Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. II. Schultergürtel der Wirbelthiere, Brustflosse der Fische. 9 Tafeln. Leipzig 1865.

—— Über die Modifikationen des Skelets der Hintergliedmaßen bei den Männchen der Selachier und Chimären. Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft. 1870. S. 449—456.

Goodrich, E. S., Oxford. Notes on the Development, Structure, and Origin of the Median and Paired Fins of Fish. The Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. L. Part 2. 1906. pag. 333—376.

Huber, Die Copulationsglieder der Selachier. Dissertation. 1901.

Jaekel, O., Über die Organisation der Pleuracanthiden. Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforschender Freunde. Jahrgang 1895. S. 69—85. 2 Textfiguren. Berlin 1899 A.

Jungersen, H., Über die Bauchflossenanhänge der Selachiermännchen. Anat. Anzeiger. 1898.

—— On the Appendices genitales in the Greenland Shark, Somniosus microcephalus (Bl. Schn.) and other Selachians. Copenhagen 1899.

Maurer, F., Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVIII. 1892. S. 76—179. Mit Tafel IV—VI und 6 Figuren im Text.

Mollier, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichtyopterygium. Anatom. Hefte. Bd. I. S. 1—156. 8 Tafeln. 12 Textfiguren. Wiesbaden 1894.

Rabl, C., Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LXX. S. 473—558.

Wikström, D. A., Über die Innervation und den Bau der Myomeren der Rumpfmuskulatur einiger Fische. Anat. Anzeiger. Bd. XIII. S. 401—408. Jena 1897.

Abkürzungen der Bezeichnungen auf Text- und Tafelfiguren.

A Musculus adductor,
Ap Aponeurose,
B Basale metapterygii,
b knorpeliger Gliedstamm,
b_1 erstes Schaltstück der Stammreihe,
b_2 zweites Schaltstück,
dz.N diazonale Nerven,
FK Flossenkelch,
Fls Flossensaum,
HF Hornfäden,
J Inscription,
M.c Musculus compressor,
M.dil Musculus dilatator,
M.fl.e Musculus flexor exterior,
M.fl.i Musculus flexor interior,
ML Gelenklinie, die b_1 der Länge nach in eine dorsale und eine ventrale Hälfte teilt,
M.o Musculus obliquus abdominis,
M.ptk.v Musculus pterygoceratoideus ventralis,
M.r metapterygialer Radius,
M.rect Musculus rectus abdominis,
M.xk Musculi zonoceratoidei,
mz.N metazonale Nerven,
M.xpt Musculi zonopterygiales,
N.C Nervus collector,
o.L.trk oberflächliche Lage der Musculi truncoceratoidei,
P Pelvis,
prz.N prozonale Nerven,
RM Rumpfmuskulatur,
R.pt.d Ramus pterygialis dorsalis des Ramus pterygialis communis,
R.pt.v Ramus pterygialis ventralis des Ramus pterygialis communis,
Sch Schlitzeingang in den Genitalsack,
S.i Septum intermusculare,
SM Sackmuskel,
SRM Seitenrumpfmuskulatur,
T.c compressorisches Terminalstück,
T.d dilatierendes Terminalstück,
t.L.trk tiefe Lage der Mm. truncoceratoidei,
W Wulst.

Lebenslauf.

Ich, Albert Wilhelm Krall, bin zu Heidelberg am 18. Dezember 1880 als Sohn des damaligen Konditors, jetzigen Privatmanns Wilhelm Krall und seiner Ehefrau Sophie, geb. Hagmaier geboren und zur evangelischen Konfession getauft. Ich besuchte die Volksschule und das Gymnasium meiner Vaterstadt. Die Reifeprüfung legte ich im Sommer 1900 ab. Ich widmete mich 8 Semester zu Heidelberg und 1 Semester zu München dem Studium der Medizin. Meine ärztliche Prüfung vollendete ich am 3. August 1905, meine Approbation als Arzt erhielt ich am 9. August 1906.

Albert Krall,
approb. Arzt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.